

**UEBER DIE
ART UND DAS ZUSTANDEKOMMEN
DER VERWACHSUNG
ZWEIER PFROPFSYMBIONTEN.**

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT

ZU BERLIN.

VON

MARTIN OHMANN

AUS BERLIN

MIT 37 FIGUREN.



TAG DER PROMOTION: 5. JUNI 1908.

JENA

GUSTAV FISCHER

1908

Referenten:

Professor Dr. S. SCHWENDENER.

Professor Dr. A. ENGLER.

Abdruck aus dem

Centralblatt f. Bakteriologie, Parasitenkunde u. Infektionskrankheiten.
II. Abteilung.

Herausgeg. von **Prof. Dr. O. Uhlworm** in **Berlin**. — Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.
XXI. Band. 1908. No. 7/8. 10/12.

Meinen lieben Eltern

zur silbernen Hochzeit.

Dank der Untersuchungen von Göppert¹⁾, Sorauer²⁾, Vöchting³⁾ und anderen Autoren sind wir über die anatomischen Verhältnisse beim Verwachsen von Pflanzenteilen, wie sie bei den gewöhnlichen Transplantationsmethoden vorkommen, im wesentlichen unterrichtet. Der Verwachsungsvorgang ist hiernach folgender:

Von den Wundflächen der beiden Symbionten her wird zunächst je ein Wundgewebe ausgebildet. Die beiden Wundgewebe verwachsen dann so miteinander, daß es vielfach schwer ist, noch eine deutliche Grenze zwischen beiden Symbionten wahrzunehmen. Diese „primäre“ sehr enge Verbindung der beiden Calli ist geeignet, den Wasserbedarf des transplantierten Zweiges oder Auges in der ersten Zeit nach der Operation zu decken. Im Gegensatz zu dieser provisorischen Verwachsung erfolgt eine wirklich dauerhafte Verwachsung erst später, „sekundär“, in der Weise, daß durch die gemeinsame Calluszone hindurch die Cambien der beiden Symbionten in Verbindung treten und weiterhin über die Wunde hinweglaufende, dauerhafte, normale Leitungsbahnen zwischen den Symbionten herstellen.

Im einzelnen sind jedoch noch eine große Anzahl von Fragen, die an diese Verwachsungsvorgänge anknüpfen, ungeklärt. Die Untersuchungen, über die ich im folgenden berichte, hatten den Zweck, zur Klärung einiger solcher Fragen beizutragen.

I. Allgemeiner Teil.

Verhältnisse, die die Transplantation als solche angehen ohne Rücksicht auf die spezielle Transplantationsmethode.

Ich bespreche zunächst einige Untersuchungen, die sich auf die Entwicklung und vor allem die Differenzierung des Callus, der die erste, primäre Verwachsung herstellt, beziehen. Wie schon erwähnt, wissen wir, daß die erste Verbindung zwischen zwei Pfropfsymbionten durch ein gemeinschaftliches Wundgewebe, einen Callus, hergestellt wird. Ferner sind wir darüber unterrichtet, aus welchen Gewebeelementen hauptsächlich der Callus hervorgeht. Die Verhältnisse bei der Callusbildung an Pfropfwunden sind im wesentlichen dieselben wie bei sonstigen Wunden. Es ist immer nur ein kleiner Teil der verschiedenen Gewebe zur Callusbildung befähigt. In erster Linie erfolgt diese stets von den Cambiumzellen aus, erst in weit geringerem Maße von anderen mehr oder weniger regenerationsfähigen Zellen auf den Wundflächen, die durch die Operation entstanden sind. Die wichtige Rolle des Cam-

1) Ueber innere Vorgänge beim Veredeln der Bäume und Sträucher. Kassel 1874.

2) Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten I. (p. 672 ff.)

3) Vöchting, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

biums bei der Callusbildung hat insbesondere Herse¹⁾ betont, der daraus praktische Nutzanwendungen für Gärtner zieht.

Ich selbst habe bei fast allen Transplantationsarten die Beobachtung gemacht, daß die Callusbildung allein von den Cambiumzellen aus stattfindet²⁾, habe jedoch diese Frage nicht weiter verfolgt.

Ein anschauliches Bild von der Art, wie die beiderseitigen Calli — in diesem Fall bei einer Okulation — in Verbindung treten, gibt Fig. 1. Man sieht deutlich, wie die einzelnen Zellreihen, die fast hyphenartigen Charakter haben, aufeinander zuwachsen, sich aneinander legen und schließlich eine fast lückenlose Verbindung der Symbionten herstellen. Bei jeder Transplantationsart erfolgte in den von mir beobachteten Fällen in dieser oder ähnlicher Weise die Verbindung der Calli.

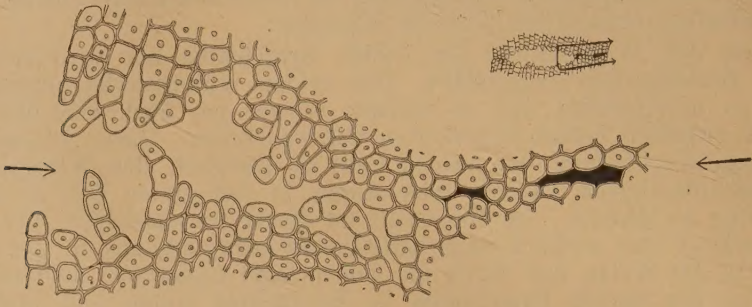


Fig. 1. Querschnitt einer Okulation. Die Rinne, die auf dem Rindenschildchen durch Herausreißen des Gefäßbündels des Auges entstanden ist, wird durch Wucherung der Calli der Symbionten ausgefüllt. Einige gebräunte Zellmassen lassen die ungefähre Grenze zwischen Unterlage und Rindenschildchen erkennen. Die Grenze ist durch Pfeile angedeutet.

In vielen Fällen waren jedoch die Endzellen der Calli nicht mehr lebend. In solchen Fällen lag dann zwischen den Symbionten eine störende Schicht toter Zellen, die an den gebräunten Zellwänden im makroskopischen Bilde leicht zu erkennen war. Eine Kommunikation von lebender Zelle zu lebender Zelle wurde hier dadurch hergestellt, daß eine partielle stärkere Calluswucherung seitens eines Symbionten stattfand. Hierdurch wurde die störende Schicht durchbrochen, und so kam eine Verbindung lebender Zellen zustande. Eine derartige Verbindung konnte natürlich nicht auf der ganzen Berührungsfläche, sondern nur stellenweise hergestellt werden. Besonders plausibel war dieser Vorgang an seitlichen Kopulationen zu beobachten. Fig. 2, die einen Querschnitt einer seitlichen Kopulation krautiger Organe schematisch darstellt, diene zur Veranschaulichung des Gesagten. Die dicken schwarzen Striche deuten die abgestorbenen Zellpartien an. Die partielle Wucherung der Calluszellen hat stattgefunden, wie die Pfeile es andeuten. Der Erfolg war, daß, wie aus der Figur ersichtlich, die störende Schicht durchbrochen wurde und so die lebenden Zellen der Symbionten aufeinander stießen.

1) Herse, Ueber den Verwachsungsprozeß bei der Veredlung der Obstbäume. „Geisenheimer Mitteilungen“ über Gartenbau. 1907.

2) Ueber ein von diesem abweichendes Verhalten siehe das über die Okulation und die seitliche Kopulation Gesagte.

Voraussetzung ist hierbei freilich, daß die beiden Pfropflinge überhaupt befähigt sind, eine Symbiose einzugehen. Ist dies nicht der Fall, dann erfolgt zwar auch sehr häufig ein ungemein enges Aneinanderlegen der Calli. Es findet aber trotzdem eine endgültige Verwachsung nicht statt. Durch Peridermbildung wird bald jegliche Kommunikation ausgeschlossen. Handelt es sich aber um Pfropflinge, die eine Symbiose eingehen, dann ist, wie z. B. auch in Fig. 1, zwar an einzelnen gebräunten Zellkomplexen noch die ungefähre Grenze zu erkennen, an den Durchbruchstellen aber, wo die lebenden Zellen kommunizieren, ist es nicht mehr möglich, zu unterscheiden, ob an der Grenze eine gegebene Calluszelle von dem einen oder dem anderen Symbionten herrührt. Im allgemeinen war das Vorhandensein gebräunter Zellen zwischen den Symbionten ein für die anatomische Untersuchung sehr glücklicher Umstand. Die ungefähre Grenze konnte so immer leicht aufgefunden werden. Die abgestorbenen Zellkomplexe bleiben bis in das höchste Alter erhalten. Von Resorption abgestorbener Zellen habe ich in keinem der von mir untersuchten Fälle etwas feststellen können.

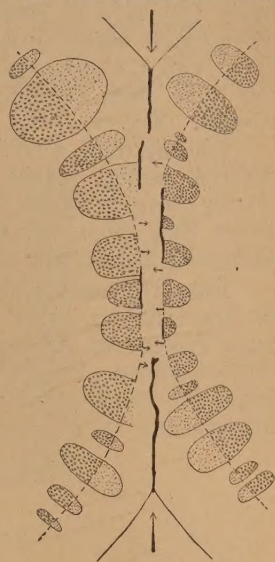


Fig. 2. Querschnitt einer seitlichen Kopulation von *Helianthus tuberosus* auf *Helianthus annuus*. Die Schicht verrotteter Zellen ist durch Calluswucherung teils vom Fascicularcambium, zumeist vom Interfascicularcambium aus durchbrochen worden.

Durch den Callus hindurch erfolgt nun, solange das Dickenwachstum von einem gemeinsamen Cambium aus noch nicht stattgefunden hat, die ganze Versorgung des Reises mit Wasser, überhaupt der ganze Stoffaustausch der Symbionten. Es war daher von großem Interesse, festzustellen, ob die Calluszellen dieser Leitfunktion entsprechend irgend welche spezifische Umgestaltung erfahren.

Ich habe zur Lösung dieser Frage eine große Anzahl von Transplantationen der verschiedensten Pflanzen untersucht. Das Ergebnis der Untersuchungen war, daß eine Umbildung zahlreicher Calluszellen zu Zellen von tracheidalem Charakter zu konstatieren war. Die Zahl der in tracheidenähnliche Elemente umgebildeten Calluszellen war im einzelnen sehr verschieden je nach der verwendeten Species, dem Alter der Pfropflinge u. s. w., vor allem aber je nach der Art der Transplantation.

Ich konnte feststellen, daß die Differenzierung von tracheidalen Elementen in dem primären Callus in den Fällen besonders häufig stattgefunden hatte, in denen die Ausbildung einer sekundären Verbindung zwischen Reis und Unterlage nur einen bescheidenen Umfang erreicht hatte. Dies war insbesondere bei krautigen Pflanzen mit beschränktem sekundären Dickenwachstum der Fall. Dementsprechend sind hier tracheidale Elemente im Callus sehr zahlreich ausgebildet.

Bei Kopulationen von holzigen Organen setzt sehr bald nach der Operation der sekundäre Zuwachs vom gemeinsamen Cambium aus ein

und übernimmt die Leitfunktion. Parallel mit diesen Tatsachen läuft der anatomische Befund, daß hier die Umbildung der Calluszellen zu tracheidalen Zellen in bedeutend geringerem Maße vorkommt als bei krautigen Organen. Immerhin sind tracheidale Zellen auch hier deutlich zu erkennen. Als Veranschaulichung des Gesagten diene Fig. 3, die einen Querschnitt einer schrägen Kopulation darstellt. Fig. 3a zeigt schematisch einen Querschnitt einer ca. 3 Wochen alten schrägen Kopulation von *Cornus sanguinea* auf *Cornus alba*. Die Holzkörper von Reis und Unterlage sind durch den Callus voneinander gerückt worden. Fig. 3c zeigt einige Zellen mit verdickten Wänden im Callus.

Die geringe Ausbildung tracheidaler Zellen ist bei Pfropfungen in unserem Klima, die ja im allgemeinen im Frühjahr vor Ausbildung der Blätter vorgenommen werden, auch deshalb verständlich, weil in der ersten Zeit nach der Operation der Wasserbedarf des transplantierten blattlosen Reises nur sehr gering sein kann.

Eine Differenzierung im Callus unterbleibt schließlich vollkommen bei Okulationen. Das Rindenschildchen, das beim Okulieren mit dem Auge zusammen transplantiert wird, bietet eine äußerst geringe Transpirationsfläche. Dementsprechend weist der Callus von Okulationen, der seiner Entstehung nach dem Callus der vorher besprochenen Transplantationsarten vollkommen gleichwertig ist, nicht die geringste Differenzierung von Leitelementen im Callusparenchym auf. Der Callus besteht durchweg aus isodiametrischen Zellen mit reichlichem Stärkeinhalt und zahlreichen Tüpfeln.

Wir sehen also, daß, je nachdem der primäre Callus wenig oder viel zu Leitungszwecken in Anspruch genommen wird, die Calluszellen sich mehr oder weniger zu Leitelementen differenzieren, daß also auch hier eine deutliche Beziehung zwischen Funktion und anatomischem Bau zum Ausdruck kommt. Es war danach von großem Interesse, zu untersuchen, ob auch in der Verteilung und Anordnung der tracheidalen Elemente im primären Callus eine gewisse Zweckmäßigkeit zu erkennen ist, ob also die tracheidalen Zellen innerhalb des Callus sich etwa in bestimmten Reihen angeordnet finden, die mit der Richtung des Wasserstromes übereinstimmen.

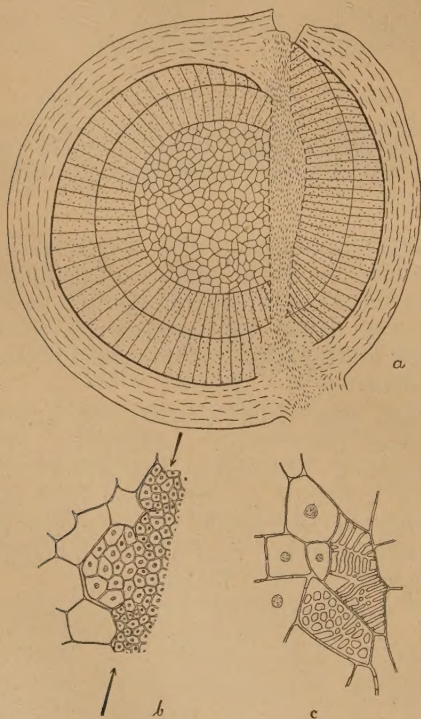


Fig. 3. Querschnitt einer schrägen Kopulation von *Cornus sanguinea* auf *Cornus alba*. Fig. 3b zeigt stärker vergrößert ein Stück von der Region, wo das Mark der Unterlage mit dem Callus zusammentrifft. Der Callus ist relativ kleinzellig gegen die Markzellen. Fig. 3c zeigt einzelne gewöhnliche Calluszellen, zwischen denen sich tracheidale Zellen vorfinden.

Im allgemeinen ist dies nicht der Fall, vor allem nicht in dem nur vorübergehend als Leitgewebe fungierenden primären Callus bei Verwachsungen holziger Pflanzenteile mit starkem sekundären Dickenwachstum. Dagegen fand ich im Callus von Verwachsungen krautiger Organe mehrfach, daß sich von den ursprünglich parenchymatischen Calluszellen nur einzelne Züge, die dann Verbindungen zwischen Gefäßen des Reises und Gefäßen der Unterlage herstellen, zu Tracheiden differenziert hatten. Einen solchen Fall stellt Fig. 4 dar. Es handelt sich um eine seitliche Kopulation von *Helianthus tuberosus* auf

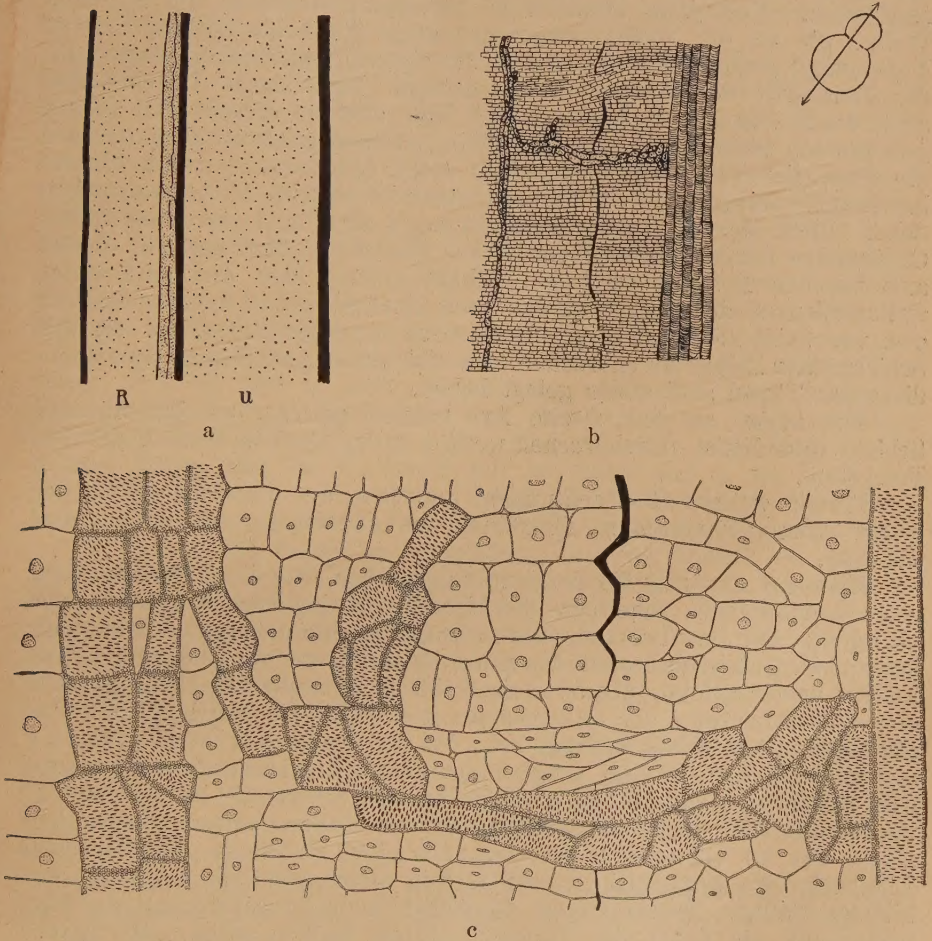


Fig. 4. Längsschnitt durch eine seitliche Kopulation von *Helianthus tuberosus* auf *Helianthus annuus*. Die Figuren a, b, c sind der Reihe nach immer stärkere Vergrößerungen ein und derselben Stelle.

Helianthus annuus. Zur Orientierung sei auf Fig. 2 verwiesen, welche einen Querschnitt einer seitlichen Kopulation derselben Symbionten darstellt. Von den Schnittflächen her hat sich reichlich Callus gebildet. In diesem Callus, von dem Fig. 4c eine stärkere Vergrößerung darstellt, haben sich einzelne in Reihen liegende Zellen zu Tra-

cheidenzügen differenziert, welche so eine leitende Verbindung zwischen den beiden Pflöpfungen herstellen. Beiderseits schließen sich diese Tracheidenzüge an schon bestehende Gefäße der beiden Pflöpfungen an. Da, wo die erste tracheidale Calluszelle sich an ein Gefäß eines normalen, in der Nähe der primären Schnittfläche befindlichen Gefäßbündels anlegt, sieht man deutlich, wie die Verdickungsleisten der Parenchymzelle genau auf die Verdickungsleisten des Gefäßes treffen. Ein derartiger Anschluß kann natürlich nur in den Parteen des Callus zustande kommen, in deren Nähe sich ausgebildete Gefäße vorfinden, d. h. nur in den Parteen, die aus dem Fascicularcambium — nicht dem Interfascicularcambium — resultieren. Von ganz besonderem Interesse ist ferner die Art und Weise, wie an der Stelle, wo ursprünglich die beiderseitigen Calli in Verbindung getreten waren, also an der eigentlichen Verwachsungsstelle, der Durchtritt der Tracheidenzüge erfolgt. Eine solche Durchbruchsstelle ist in Fig. 4c abgebildet. Man kann auch in diesem Fall an den gebräunten, toten Zellen, die im Bilde schwarz gehalten sind, deutlich die Lage der Grenzlinie der beiden Calli erkennen. An der Durchbruchsstelle nun, die in der Figur deutlich hervortritt, haben die tracheidalen Zellen des Callus im Gegensatz zu allen anderen tracheidalen Calluszellen deutlich prosenchymatischen Charakter. Man muß aus diesem anatomischen Befunde wohl den Schluß ziehen, daß die tracheidalen Calluszellen an der Grenze infolge eines beträchtlichen Längenwachstums sich von beiden Seiten her gegen die Grenze vorgeschoben, die störende Schicht toter Zellen durchbrochen und sich unter Ausbildung korrespondierender Tüpfel aneinander gelegt haben.

Wir haben so eine zweite Art kennen gelernt, wie die störende Schicht toter Zellen durchbrochen werden kann, nämlich durch gleitendes Wachstum.

Einige weitere Beobachtungen knüpften an die Entstehung der ersten vom gemeinsamen Cambium aus angelegten sekundären Gewebe an. —

Hier war zunächst die Frage zu untersuchen, wie die Differenzierung einer Cambiumzone innerhalb des die Wunde bedeckenden Callus vor sich geht. Die Beantwortung dieser Frage machte sehr große Schwierigkeiten. Ursprünglich besteht das ganze Callusgewebe aus isodiametrischen Zellen; später erfolgt, wie oben geschildert, wenigstens in einigen Fällen eine Differenzierung der Calluszellen, die durch die Notwendigkeit der Ernährung des Reises bedingt ist. Von dieser Differenzierung wird eine Zone, die ungefähr die Verbindung zwischen den Cambien von Reis und Unterlage darstellt, nicht betroffen. Hier geht die Neubildung von Zellen weiter. Anfänglich macht das so entstehende Gewebe noch einen durchaus pathologischen Eindruck. Es unterscheidet sich fast in nichts von dem zuerst ausgebildeten Callus. Später treten allmählich mehr prosenchymatische Elemente auf, die denen des normalen Holzes ähnlich sehen. Die parenchymatischen Elemente sind aber immer noch in bedeutend reicherer Anzahl vertreten als im normalen Holz der Symbionten. In diesem Stadium der Verwachsung ist schon ein annähernd normales Cambium vorhanden.

Es ergibt sich aus dem Gesagten, daß es nicht möglich ist, einen bestimmten Zeitpunkt anzugeben, an welchem die Bildung einer durchgehenden, die Symbionten verbindenden Cambiumzone erfolgt. Experimentell habe ich diese Verhältnisse untersucht an Kopulationen ver-

schiedener *Abutilon*-Species und *Fraxinus*-Species, ferner an Kopulationen von *Prunus cerasifera* auf *Prunus Padus*, von *Cornus sanguinea* auf *Cornus alba* und von anderen mehr. Das Ergebnis war überall das gleiche. —

Die ganzen im ersten Sommer angelegten Neubildungen an der Grenze der Symbionten zeigen noch eigenartige pathologische Störungen im Faserverlauf. Ich unterscheide hier zweierlei Störungen: 1) solche, die durch die jeweilige Art der Transplantation bedingt sind — ich komme auf diese im speziellen Teil der Arbeit zurück —, 2) solche, die allen Transplantationsarten gemeinsam sind. Zu diesen letzteren gehört vor allem die „Knäuelbildung“, an der sich alle im ersten Sommer angelegten Elemente des Holzkörpers beteiligen können.

Ueber die Knäuelbildung im Wundholze haben bereits Vöchting¹⁾ und Mäule²⁾ eingehende Untersuchungen angestellt. Ich bin im Laufe meiner Untersuchungen über die Bedingungen, unter denen Knäuel zur Ausbildung gelangen, bereits zu einer Hypothese gelangt, die von der Erklärung der genannten Autoren in einigen Punkten abweicht. Jedoch gestatten mir die wenigen Versuche, die zur Bestätigung der Hypothese angestellt waren, nicht, ein abgeschlossenes Urteil über die Frage abzugeben. Ich möchte deshalb hier auf Einzelheiten und auf die wahrscheinlichen Ursachen nicht näher eingehen. Ich gedenke später, nachdem ich hierüber umfassende Versuche angestellt habe, hierauf zurückzukommen. Daß die Knäuelbildungen im Rahmen einer anatomischen Untersuchung von Transplantation der besonderen Erwähnung wert sind, erkennt man daran, daß sie fast in jeder Verwachsungsstelle bei jeder beliebigen Transplantationsart zu beobachten sind. Ich habe daher einige besonders typische Knäuel in den Figg. 5c, 25c, 27d, 30a, 30b abgebildet. Diese Knäuel finden sich in der Regel nur im Holze und in der Rinde des ersten Jahres nach der Operation. Schon im Zuwachs des zweiten Jahres finden sich nur ganz ausnahmsweise vereinzelte derartige Knäuel.

Es ist in der Regel im sekundären Zuwachs, ähnlich wie dies bei der Verwachsung der Calli der Symbionten erwähnt wurde, ganz unmöglich, im anatomischen Bilde anzugeben, wo in der Verwachsungszone die genaue Grenze der Symbionten verläuft. Es war nun die Frage, ob es nicht möglich wäre, im späten sekundären Zuwachs, in dem vollkommen normale Elemente an der Grenze angelegt werden, eine Grenzlinie zwischen den Symbionten anzugeben.

Man sollte erwarten, daß man bei genügender Kenntnis des anatomischen Aufbaues der Symbionten imstande sein müßte, eine Linie im mathematischen Sinne zu finden, die die Zellen des Reises und der Unterlage streng voneinander trennt. Eine genauere Ueberlegung zeigt aber, daß dies unmöglich ist.

Hat man z. B. festgestellt, daß das Reis etwas breitere Markstrahlen im Tangentialschnitt zeigt als die Unterlage, dann finden sich an der Grenze Markstrahlen von mittlerer Breite. Man kann nun unmöglich sagen, ob diese mittlere Breite durch Breiterwerden der Markstrahlen der Unterlage oder Schmälerwerden der Markstrahlen des Reises zustande gekommen ist, ob also ein gegebener Markstrahl an der Grenze, der mittlere Breite besitzt, dem Reis oder der Unterlage angehört. Hat man ferner festgestellt, daß z. B. im normalen Holz des Reises

1) Vöchting, l. c.

2) Mäule, Der Faserverlauf im Wundholz. Bibl. bot. 1895. Heft 33.

weniger Gefäße angelegt werden als in dem der Unterlage, dann trifft man an der Grenze eine mittlere Häufigkeit der Gefäße an. Diese kann nun ebensogut durch Anhäufung der Gefäße des Reises, wie durch Abnahme der Gefäße der Unterlage zustande gekommen sein. Mithin ist man nicht imstande, nur auf Grund anatomischer Eigentümlichkeiten eine deutliche Grenze anzugeben. Dagegen bot sich durch die verschiedene chemische Affinität der Gewebeelemente der einzelnen Symbionten zu Farbstoffen eine Möglichkeit, wenigstens in vereinzelt Fällen die Grenze vermutungsweise anzugeben.

Daß notwendig eine Grenzlinie im mathematischen Sinne zwischen Reis und Unterlage existieren muß, zeigt folgende Ueberlegung:

Jede Cambiumzelle an der Grenzlinie kann notwendigerweise in ihrer ganzen Descendenz nur Cambiumzellen entweder des Reises oder der Unterlage bilden, je nachdem ihre Ascendenz dem Reis oder der Unterlage angehört. Daher muß man z. B. von einer durch die Grenze verlaufenden Trachee oder von einem Tracheidenzug eine bestimmte Stelle angeben können, von der an alles oberhalb Liegende dem Reis, alles unterhalb Liegende der Unterlage angehört. Dieser Punkt wird natürlich da sein, wo zwei Elementarzellen, aus denen sich die Trachee genetisch gebildet hat, aneinander stoßen. In dem Längsschnitt, denn Fig. 5c darstellt, glaube ich eine solche Stelle gefunden zu haben. Der Schnitt ist einer Okulation *Ulmus vegeta* auf *Ulmus montana* entnommen. Ich habe hier die auch sonst häufig angewendete Doppelfärbung mit Eosin und Methylenblau¹⁾ benutzt. Es haben sich die unterhalb der angenommenen durch Pfeile angedeuteten Grenze liegenden Elemente etwas stärker mit Eosin rot gefärbt als die oberhalb liegenden.

Derartige Unterschiede in der Färbung zeigen sich gelegentlich auch bei den anderen prosenchymatischen Elementen. Z. B. sah ich bei einer schrägen Kopulation von *Ulmus Wheatleyi* auf *Ulmus montana*, daß sich die Librifasern des einen Symbionten bei intensiver Färbung mit Methylenblau und schwacher Gegenfärbung mit Eosin ein wenig stärker blau färbten als die des anderen Symbionten. Man sah dadurch hier

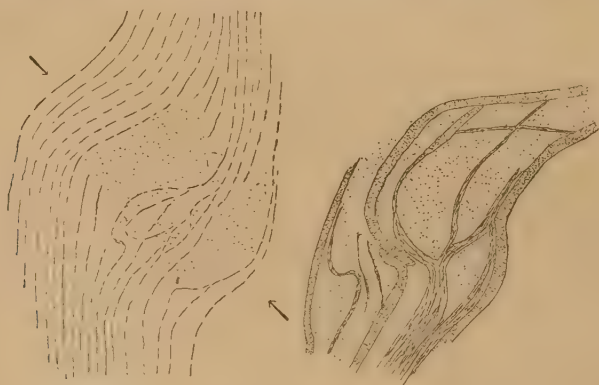


Fig. 5a und b.

1) Färben der Schnitte mit wässriger Methylenblaulösung, Ueberführung in Alc. abs. und daraus in eine Lösung von Eosin in Nelkenöl, in der dann die Schnitte unter steter mikroskopischer Kontrolle so lange bleiben, bis alle verholzten Elemente blaue, alle anderen rote Zellwände aufweisen; dann Auswaschen in Karbol-Xylol; Ueberführung durch Xylol in Kanada-Balsam.

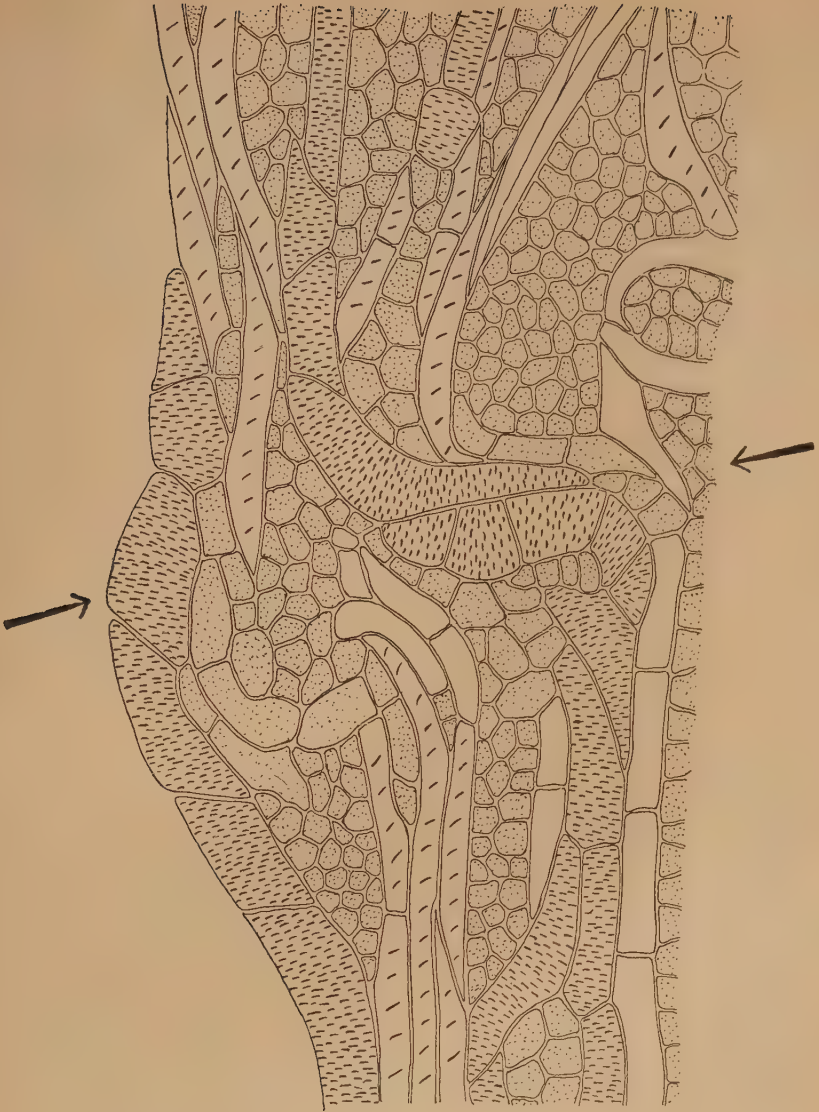


Fig. 5c.

Fig. 5. Längsschnitt einer Okulation von *Ulmus vegeta* auf *Ulmus montana*. Die Figg. a und b dienen zur Orientierung, aus welcher Gegend Fig. c stammt. Die ungefähre Grenze der Symbionten ist durch Pfeile angedeutet.

sehr deutlich, wie die Librifasern des einen Symbionten zufolge des gleitenden Wachstums ein beträchtliches Stück weit zwischen die Elemente der anderen Symbionten vorgeschoben waren.

Nach dem Gesagten ist einleuchtend, daß im anatomischen Schnitt notwendig eine, wenn auch sehr unregelmäßig, zickzackförmig verlaufende Grenzlinie im mathematischen Sinne existieren muß. Diesem Linienzug im flächenhaften Bild entspricht im Raume ein Bild, das mit einem Komplex von Stalagmiten einer Tropfsteinhöhle einige Ähnlichkeit hat.

II. Spezieller Teil.

Anatomische und physiologische Verhältnisse bei den einzelnen Transplantationsarten.

Da im allgemeinen bei den Verwachsungen ziemlich schwierig vorstellbare räumliche Verhältnisse vorliegen, so möchte ich die verschiedenen Transplantationen in ein Koordinatensystem einordnen, um dann leicht durch Angabe der Koordinatenebenen die Schnittebenen der einzelnen Figuren bezeichnen zu können. Zur Untersuchung gelangen die schräge Kopulation (A), die gerade Kopulation (D), die seitliche Kopulation (E), die Ablaktierung (F), die Triangulation (B, C) und die Okulation (G).

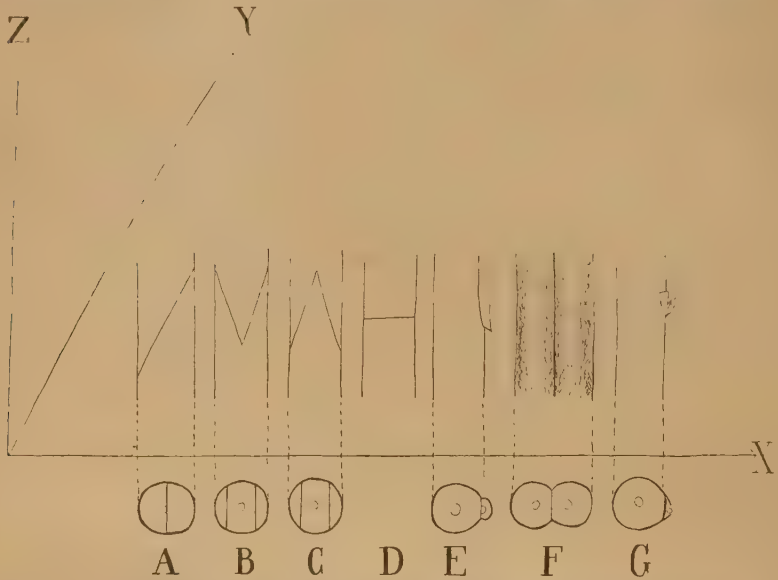


Fig. 6. Die Figur zeigt die hauptsächlichsten Transplantationsarten in ein räumliches Koordinatensystem eingeordnet. Zur Veranschaulichung sind die Querschnitte mit hinzugefügt.

1. Die schräge Kopulation von holzigen Organen.

Ein medianer Längsschnitt einer älteren schrägen Kopulation, der parallel der XZ-Ebene geführt ist (siehe Fig. 6), zeigt schematisch dargestellt das nebenstehende Bild, Fig. 7. Dieses scheint folgende sehr plausible Erklärung zu gestatten:



Fig. 7.

Es hatte sich auf den Schnittflächen, die bei der Operation des Kopulierens gemacht wurden, ähnlich wie bei Stecklingen ein Wundgewebe aus den embryonalen Zellen des Holzkörpers gebildet — dieses hat Göppert als „intermediäres Gewebe“ bezeichnet —. Dasselbe übernimmt anfangs die Ernährung des Reises, ist jedoch später aus irgendeinem Grunde abgestorben (in Fig. 7 durch einen schwarzen Strich angedeutet). Inzwischen sind die Cambien der beiden Symbionten in Verbindung getreten. Es haben sich sekundär neue Jahresringe um die Wunde gelegt.

Da sich dieses Bild bei der Untersuchung schräger Kopulationen von Pflanzen aus den verschiedensten Familien wiederholte, so war einleuchtend, daß das intermediäre Gewebe in der Regel verrottet.

Wie lange fungiert es nun? Welche physiologische Bedeutung hat es für das Reis?

Als ich, um derartige Fragen zu beantworten, im Sommer die ersten Stadien der Verwachsung untersuchte, zeigte sich, daß das intermediäre Gewebe nicht aus den embryonalen Zellen des Holzkörpers resultiert.

Ich untersuchte die Schnittflächen anatomisch nach 3, 5, 7 u. s. w. bis ca. 14 Tagen nach der Operation. Es war auf den Schnittflächen nicht die geringste Wundwucherung zu konstatieren. Ueberhaupt konnte man, nur wenn man den Verband mit großer Vorsicht löste, es erreichen, daß die Symbionten im Zusammenhang blieben. Sie waren nur in den Cambiumregionen, die im Verhältnis zu den anderen Teilen der primären Schnittflächen ein wenig hervorgetreten waren, notdürftig verklebt. An den übrigen Teilen des Stammes lagen die Schnittflächen einfach nebeneinander. Nach ca.¹⁾ 14 Tagen begannen bereits in den Cambiumregionen Calluswülste in Form von Ringwällen sich etwas über die Schnittfläche vorzuwölben.

Nach dem Gesagten ist sicher, daß bis zu diesem Zeitpunkt keine Neubildung auf den Schnittflächen stattgefunden hat.

Der wirkliche Ursprung des „intermediären Gewebes“ lag in allen untersuchten Fällen in der Cambiumregion:

Ueber die Schnittflächen hin wuchert ein Parenchymwulst, der vom Cambium aus gebildet wird. Dieser drängt wegen des Wachstumsdruckes und des ihn begleitenden Turgordruckes die beiden Symbionten auseinander. Er wuchert nach außen; hier findet er an dem Bastverband einen Widerstand. Dann wuchert er nach innen vor und treibt die Schnittflächen mit ziemlich starker Gewalt auseinander. Fig. 8 stellt das Reis von *Prunus Padus*, welches auf *Prunus cerasifera* gepfropft war, dar. Es ist das Entwicklungsstadium abgebildet, in dem der Parenchymwulst gerade im Begriff ist, nach innen hin zu wuchern. Fig. 3 (siehe oben) zeigt die vollendete Wucherung im Querschnitt. Es ist so eine Zellschicht zwischen die Symbionten gekommen, die dem im allgemeinen Teil beschriebenen Callus entspricht. Fig. 3b läßt ferner einen Rückschluß auf die Gewalt zu, mit der die Callusschicht zwischen die Schnittflächen gedrängt wurde. Die angeschnittenen Zellen des Markes sind sorgfältig von dem relativ kleinzelligen Parenchym des Callus ausgefüllt.

Hiermit ist der wahre Ursprung des „intermediären Gewebes“ gegeben. Es entstammt nicht den embryonalen Zellen des Holzkörpers, wie von einigen

Fig. 8. *Prunus Padus* auf *Prunus cerasifera*. Das Reis ist in dem Stadium dargestellt, wo der vom Cambium aus gebildete Calluswulst zwischen die Schnittflächen wuchert.



1) Genaue Daten über die Anzahl der verflossenen Tage zu geben, hat keinen Zweck, da man bei den einzelnen Fällen zu ziemlich ungleichen Resultaten kommt. Dies hängt wesentlich von äußeren Einflüssen wie Kräftigkeit der Unterlage, geeignete Vorbereitung des Reises durch „Zurückschneiden“, Witterungseinflüssen und dergl. ab.

früheren Autoren behauptet wird, sondern es ist von den Cambiumregionen aus zwischen die Schnittflächen gewuchert.

Die erwähnten Befunde ergeben ferner, daß eine ganz beträchtliche Zeit vergeht, ehe eine einigermaßen leitende Gewebsverbindung zwischen Reis und Unterlage hergestellt wird. Das war auffällig, zumal da, wie nachher noch ausführlicher zu besprechen ist, das Reis kräftig auszutreiben pflegt, bevor die Callusbildung begonnen hat. Oft ist zu dieser Zeit schon eine ganze Anzahl von jungen Blättern entwickelt, zu deren Bildung doch recht beträchtliche Wassermengen nötig sind. Offenbar wäre das Reis während der ersten Zeit nach der Operation vertrocknet, wenn es nicht die an die Luft durch Transpiration abgegebene Flüssigkeit hätte ersetzen können. Diese Flüssigkeit kann das Reis nur aus der Unterlage entnommen haben. Wie kann dieses Ueberströmen von Säften vor sich gehen?

Es liegen bei der Ernährung des Reises zunächst wohl rein physikalische Vorgänge, Druck- und Saugwirkungen, vor:

Die Unterlage sendet infolge des Wurzeldruckes oder anderer Ursachen Säfte bis zur Schnittfläche. Das Reis seinerseits saugt sich die Säfte der Unterlage empor. Hätte man es mit der Schnittfläche in Wasser getaucht, so hätte es sich auch sehr lange lebend erhalten. Durch ganz ähnliche Saugwirkungen, wie wir sie in diesem Fall annehmen müssen, erhält sich auch das Reis in der ersten Zeit nach der Operation frisch.

So plausibel diese Erklärung auch ist, ich möchte sie doch noch durch einige andere Tatsachen erhärten:

1) Vermöge der Ernährung durch rein physikalische Vorgänge ist das Reis, wie schon erwähnt, imstande, Neubildungen anzulegen. Es können nach Verlauf von ca. 14 Tagen nach der Operation schon ca. 3 neue Blätter aus den Knospen des Reises sich entfaltet haben. Wie ich anatomisch hier habe feststellen können, bestand dabei hier noch nicht die geringste Callusverbindung zwischen den Schnittflächen der Symbionten. Diese lagen einfach nebeneinander.

2) Wird durch die soeben beschriebene Beobachtung die Ernährung durch physikalische Ursachen sehr plausibel gemacht, so wird sie gefordert durch folgenden

Versuch: Ich kopulierte ein kräftiges Reis von *Cornus alba* mit einer kräftigen Unterlage von *Prunus cerasifera*. Daß das Endergebnis dieses Versuches negativ sein mußte, wußte ich im voraus, da die Pflanzen viel zu wenig Verwandtschaft haben, um sekundär verwachsen zu können. Trotzdem trieben die Knospen des Reises anfangs gut aus. Es entwickelten sich mehrere Blätter, die ca. 8 Tage lang frisch blieben. Alsdann vertrocknete das Reis völlig.

Da eine Verwachsung der beiden Pflanzen unmöglich ist, so kann die Wassermenge, die zur Anlegung neuer Elemente und zur Deckung des Wasserverlustes durch Transpiration nötig ist, nur durch physikalische Ursachen in das Reis gelangt sein.

Daß derartige nur auf das Blutungswasser angewiesene Reiser nach kürzerer oder längerer Zeit vertrocknen, ist nicht weiter auffällig, weil aus verschiedenen Gründen die Sekretion von Wasser an der Schnittfläche der Unterlage schwächer wird und den erhöhten Ansprüchen des Reises nicht mehr genügt. Nur wenn jetzt schon eine, wenn auch nur notdürftige leitende Verbindung durch die primären miteinander ver-

wachsenen Calli hindurch hergestellt ist, kann das Pfropfreis weiterhin den nötigsten Bedarf an Wasser aus der Unterlage beziehen.

Hier zeigte sich nun, daß in diesem, gewissermaßen zweiten Stadium der Pfropfsymbiose die Größe der Fläche, auf der die beiden Calli in Verbindung getreten sind, von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Meine Versuche ergaben nämlich, daß der Winkel α (Fig. 9), unter dem die Schnittflächen zueinander stehen, nicht zu groß sein darf, wenn die Operation erfolgreich sein soll. Ich habe eine große Anzahl von geraden Kopulationen (A) mit besonderer Sorgfalt an den verschiedensten Objekten ausgeführt. Es ist mir nicht in einem einzigen Fall gelungen, eine Verwachsung zustandezubringen¹⁾. Ca. 10 Tage lang erhielten sich die Reiser sehr schön frisch. Dann aber begannen sie allmählich zu verdorren. Die Kontrollkopulationen mit schräger Schnittfläche, die an denselben Pflanzen unter genau gleichen äußeren Umständen vorgenommen waren, erwiesen sich dagegen fast ausnahmslos erfolgreich.

Ebenso zeigte sich auch ein deutlicher entsprechender Unterschied zwischen mittelschrägen und sehr schrägen Kopulationen. Ich kopulierte zwei *Cornus*-Pfropflinge vermittelt sehr langer Schnittflächen von 7 bis zu 10 Centimetern. Es zeigte sich, daß die unter so kleinem Winkel kopulierten Reiser gegenüber den unter größerem Winkel kopulierten in den ersten 10 bis 14 Tagen, also in dem ersten Stadium der Symbiose, keine Verschiedenheit aufwiesen; aber von diesem Zeitpunkt ab, also im zweiten Stadium der Verwachsung, begannen in allen Fällen die sehr schräg kopulierten Reiser viel üppiger auszutreiben als die mittelschräg kopulierten.

Dieser Befund befremdete mich zuerst. Solange der Callus noch nicht zwischen die Schnittflächen hineingedrungen ist, ist es doch für den Wasserdurchtritt durch die beiden Schnittflächen ganz gleich, ob die Schnittfläche mehr oder weniger schräg geneigt ist. Es tritt eben in bestimmten Zeitintervallen eine je nach äußeren Umständen verschiedene Menge Flüssigkeit von der Unterlage in das Reis ein. Die Ernährung des Reises ist also bei der schrägen wie bei der geraden Kopulation in diesem ersten Stadium der Symbiose genau die gleiche.

Ganz anders werden aber die Verhältnisse in dem zweiten Stadium der Symbiose, wo es sich nicht mehr um eine einfache Aufsaugung von Blutungssäften handelt, sondern wo die ganze Wasserversorgung des Reises durch den zwischen die Schnittflächen gewucherten Callus hindurch erfolgt.

Es ist wohl zweifellos, daß durch das Callusgewebe hindurch auch noch nach einer partiellen Differenzierung zu Elementen von tracheidalem Charakter der Saftstrom langsamer erfolgt als im normalen Holz. Dieses langsame Saftsteigen durch den Callus wird aber die Versorgung des Reises mit Wasser ganz wesentlich weniger beeinträchtigen, wenn



Fig. 9.

1) Als Objekte dienten durchweg einheimische Holzpflanzen: *Cornus*, *Prunus*, *Quercus* u. a. m. Die Operation erfolgte auf freien Lande im April kurz vor der Entfaltung der ersten Blätter. Bei Kopulationen, die im feuchten Gewächshaus ausgeführt werden, dürfte es wohl gelingen, auch bei dieser Art der Kopulation eine Verwachsung zu erzielen. Ich habe dahingehende Versuche nicht angestellt.

der Callus zwischen zwei sehr schrägen Schnittflächen liegt, als wenn es sich um eine gerade Schnittführung (wie in Fig. 8 A) handelt. Denn es können sich auf einer geraden Schnittfläche weit weniger Parenchymelemente des Callus an der Wasserleitung beteiligen als auf der schrägen Schnittfläche, da die schräge Oberfläche ca. 8mal so groß ist wie die gerade. Von einem bestimmten Kopulationswinkel α an, der für je zwei Symbionten aus verschiedenen Gattungen, Arten und Familien verschieden sein mag, ist eine erfolgreiche Operation möglich¹⁾. Je kleiner dieser Winkel ist, desto größer ist der Prozentsatz der erfolgreichen Kopulationen; desto schwieriger wird aber auch die Ausführung der Operation. Zwischen diesen beiden Extremen, die beide ihre Vorteile und Nachteile haben, hat sich in der Praxis der Gärtner ein Optimum, ein bestimmter Normalwinkel, herausgebildet, unter dem kopuliert wird.

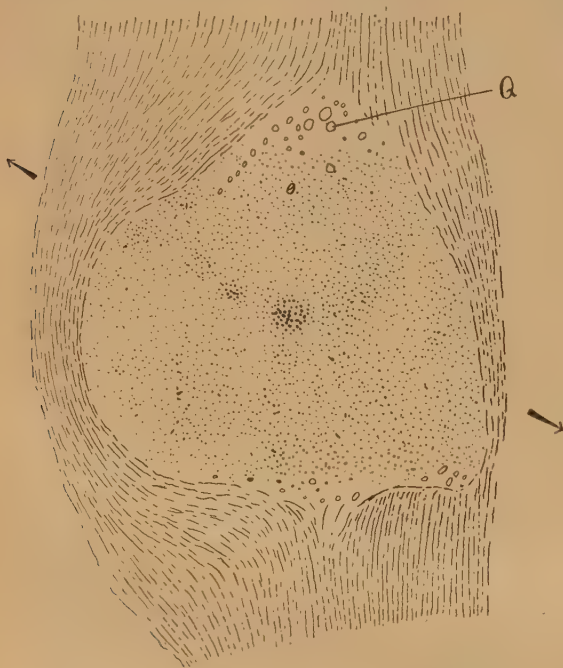


Fig. 10. Tangentialer Längsschnitt durch den ersten sekundären Zuwachs einer schrägen Kopulation von *Ulmus vegeta* auf *Ulmus montana*. (Der Schnitt ist parallel der XZ-Ebene [Fig. 6] geführt.) Die Pfeile deuten die ungefähre Grenze an.

Nachdem später im dritten Stadium der Symbiose ein sekundärer leitender Hohlzylinder sich um die Wunde gelegt hat, sterben regelmäßig die innerhalb der Schnittflächen gelegenen Zellen des Callus ab und bräunen ihre Wände. Dieses Absterben der Zellen, welches sich äußerlich durch Bräunung der Zellwände zu erkennen gibt, erstreckt sich gelegentlich noch etwas nach außen in den ersten sekundären Zuwachs hinein. So erklärt sich das in Fig. 10 dargestellte Bild. Wie auf jedem tangentialen Längsschnitt sieht man in der Mitte die ältesten, nach beiden Seiten hin jüngere Elemente.

In der Mitte sind die äußersten Calluszellen, nach beiden Seiten hin sekundäre leitende, annähernd normale Holzelemente. In der Mitte deutet ein kleiner Komplex dunklerer Zellen die Bräunung an. Daß es sich hier tatsächlich um die äußersten Elemente des Callus, nicht um einen sehr breiten Markstahl handelt, erkennt man an den Querschnittsbildern *Q* oberhalb und unterhalb des schematisch ange deuteten Parenchyms. —

1) Das Gesagte gilt wiederum nur, wenn die Pfropfungen auf freiem Lande vorgenommen sind. Wenn man im feuchten Warmhaus pflöpft, so liegen die Verhältnisse natürlich, wie oben schon erwähnt, anders.

Nachdem die ersten von Cambium aus angelegten Neubildungen so weit klargelegt sind, möchte ich die im ersten Jahre angelegten peripherischen, nicht absterbenden Elemente, die dem normalen Holz sehr ähnlich sind, näher diskutieren.

Schneidet man eine schräge Kopulation parallel der XZ-Ebene (siehe oben Fig. 6) durch den sekundären Zuwachs, so erhält man das in Fig. 11 dargestellte Bild. Die Erklärung, wie dieses Bild zustandekommt, machte in der ersten Zeit große Schwierigkeiten. Was zunächst ins Auge fällt, das ist der an der Grenzzone auftretende gebogene Faserverlauf. Untersucht man einjährige Kopulationen aus den verschiedensten Familien, so erhält man immer wieder diese charakteristischen, annähernd orthogonal zur primären Schnittfläche stehenden Ablenkungen im Faserverlauf. Diese sind, soviel mir bekannt, in der vorliegenden Literatur noch nicht erwähnt oder beschrieben. Es sei daher im folgenden ein Versuch zur Erklärung ihres Zustandekommens gegeben.

Es sind von vornherein verschiedene Möglichkeiten der Erklärung denkbar:

1) Die Verschiedenheit der aufeinander treffenden Cambien veranlasse die Störung im Faserverlauf.

Diese Annahme scheint plausibel, da Göppert¹⁾ angibt, er habe bei Pfropfungen von gleichen Symbionten, d. h. von Symbionten derselben Species eine „Demarkationslinie“ überhaupt nicht gesehen. Als Demarkationslinie bezeichnet er die Grenzlinie der beiden Symbionten, die durch die schon makroskopisch hervortretenden Anomalieen erkennbar ist. Die Störung werde demnach offenbar durch die Verschiedenheit der aufeinander treffenden Cambien veranlaßt.

2) Die „Polarität“ der Zellen im Sinne Mäules kann in Anspruch genommen werden, um die Erscheinung der Störung im Faserverlauf zu erklären.

Mäule erklärt mit Hilfe der Polarität wellenförmige Verbiegungen des normalen Faserverlaufs.

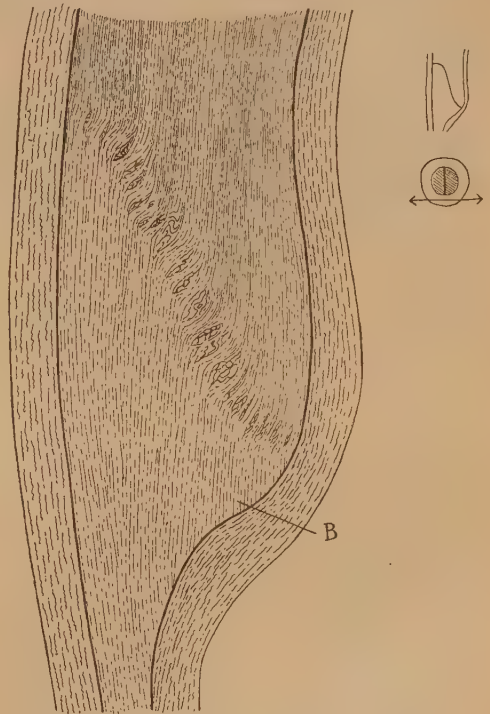


Fig. 11. *Ulmus vegeta* auf *Ulmus montana*. Der Faserverlauf erleidet an der Grenzlinie Ablenkungen, die annähernd senkrecht zur primären Schnittfläche verlaufen. — Die Nebenfigur läßt den Verlauf der Grenzlinie erkennen. — Das Reis ist stärker in die Dicke gewachsen als die Unterlage. Daher bei B der scheinbare direkte Uebergang der Holzelemente in die Rindenelemente.

1) l. c.

3) Die Ablenkungen im Faserverlauf können durch irgendwelche äußeren Einwirkungen, durch mechanische Faktoren bedingt sein.

Um zu erkennen, welcher von diesen möglichen drei Faktoren der maßgebende ist, oder ob vielleicht zwei Faktoren zugleich wirksam sind, mußten besondere Versuche angestellt werden, durch die die einzelnen Faktoren in ihrer Wirksamkeit voneinander getrennt wurden:

I. Versuch: Ich pfpfote durch schräge Kopulation *Cornus sanguinea* auf *Cornus sanguinea*, *Cornus alba* auf *Cornus alba*, *Fraxinus excelsior* auf *Fraxinus excelsior*, *Quercus sessiliflora* auf *Quercus sessiliflora* u. a. m. Hierdurch kam der Faktor, daß die Verschiedenheit der Cambien die Störung im Faserverlauf veranlaßt habe, in Wegfall.

Das übereinstimmende Ergebnis in allen angeführten Fällen war folgendes: Die Ablenkungen im Faserverlauf traten in genau derselben Form annähernd orthogonal zur primären Schnittfläche auf. Die Behauptung Göpperts mußte auf falscher Beobachtung beruht haben.

II. Versuch: Ich kopulierte ein Reis und eine Unterlage, wie es Fig. 12 andeutet. Es zeigt sich hier im sekundären Zuwachs an den Schnittflächen nicht jene Krümmung, wie sie zu erwarten gewesen wäre, wenn die „Polarität“ der Zellen die Abweichung im Faserverlauf verursacht hätte. Es fanden sich wohl Knäuelbildungen, wie sie bei den Ablenkungen im Faserverlauf von schrägen Kopulationen auch vorkamen. Indessen war eine Gesetzmäßigkeit, wie sie dem zur primären Schnittfläche orthogonalen Faserverlauf entspräche, nicht festzustellen. Daher ist also auch die Polarität der Zellen nicht als Ursache der Ablenkungen im Faserverlauf anzusehen.



Fig. 12.

So bleibt denn als wahrscheinlichste Hypothese die übrig, daß mechanische Einflüsse bei der Bildung der Ablenkungen im Faserverlauf wirksam sind. Diese Annahme wird zunächst durch die ersten Entwicklungsstadien der Symbiose sehr plausibel gemacht:

In welcher Weise wurden die beiden Symbionten durch das Eindringen des Callus, der sich vom Cambium aus zwischen die Schnittflächen drängte, voneinander weg bewegt?

Primär liegen die Symbionten einfach dicht nebeneinander. Werden dann durch den Callus die beiden Schnittflächen voneinander gedrängt,



Fig. 13.

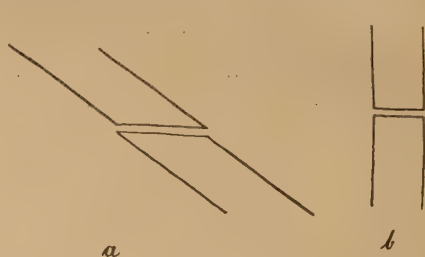


Fig. 14.

so liegt es nahe, die in Fig. 13 dargestellte Veränderung als die wahrscheinliche anzunehmen. Die Symbionten werden einfach nach oben und unten auseinander gedrängt. Sie werden nicht in anderer Richtung sich bewegen, da ja der Bastverband hinderlich ist.

In Wirklichkeit liegen aber diese Dinge wesentlich anders. Offenbar wirkte die Kraft, mit der der Callus die Schnittflächen auseinanderdrängte, senkrecht zu diesen. Man stelle sich zwei starre Ebenen vor, die durch einen Druck voneinander entfernt werden. Es ist dann offenbar für die Bewegung der Ebenen, die infolge des Druckes eintritt, ganz gleich, ob die auf den Ebenen liegenden Elemente schräg (Fig. 14a) oder senkrecht (Fig. 14b) angeordnet sind. Wie die Bewegung in Fig. 14b vor sich geht, darüber wäre man keinen Augenblick im Zweifel: Die Schnittflächen werden einfach senkrecht voneinander weg bewegt. Wenn dies aber evident ist, dann muß auch in Fig. 14a die Bewegung stattfinden, welche Fig. 15 andeutet.

Diese Bewegung findet in der Natur statt. Der Bastverband gibt so viel nach, wie die Horizontalkomponente der Verschiedenheit beträgt.

Es wäre sehr überzeugend, wenn man, künstlich die Bedingungen der Natur nachahmend, auch zu denselben Resultaten gelangen würde.

Ich fertigte mir zwei Holzplatten von der gegebenen Form an. Zwischen diese legte ich zwei weiche Gummistücke (Fig. 16). Alsdann drückte ich die beiden Holzplatten zu einem geschlossenen Rechteck zusammen. Die potentielle Energie der zusammengedrückten Gummistücke äußerte sich in der erwarteten Weise. Eine angenommene Mittellinie MM^1 erhielt an der Trennungsstelle einen Knick; sie wurde orthogonal zu den beiden Berührungsebenen abgelenkt. —



Fig. 15.



Fig. 16.

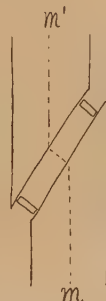


Fig. 17.

Nachdem durch diese Zwischenbetrachtung das Auseinanderrücken der Schnittflächen durch das mechanische Moment, das Dazwischengewachsen des Callus, klargelegt war, war es leicht, die Ursache jener charakteristischen Ablenkungen im Faserverlauf abzuleiten. Zwischen die Symbionten, die primär zusammengenommen einen geschlossenen Zylinder darstellen wurde ein neuer Zylinder von elliptischem Querschnitt senkrecht zu den Schnittflächen durch mechanische Momente eingelagert. Es ist einleuchtend, daß auch die neuen durch das Dickenwachstum entstandenen Ebenen sich diesem körperlichen Gebilde (Fig. 17) anlegten, mithin jene orthogonal zur primären Schnittfläche verlaufenden Ablenkungen zustandebrachten. —

Eine Bestätigung dieser Erklärung der Ablenkungen war von der Triangulation (siehe Fig 6, B u. C) zu erwarten. Wenn bei dieser Art der Transplantation die Callusschicht zwischen die Schnittflächen hineindrang, so mußte das Reis an allen Stellen gleichmäßig in die Höhe gehoben werden. Die horizontalen Komponenten der durch das Vordringen

des Callus bedingten Bewegung mußten sich aufheben. Es mußte also im sekundären Zuwachs dieser Transplantationsart gerader Faserverlauf auftreten. Vollends plausibel wurde diese Erwartung durch die Bewegung entsprechender Holzmodelle, die durch die potentielle Energie der zusammengedrückten Gummistücke auseinander gedrängt wurden, wie die Fig. 18 es andeutet.

Die anatomische Untersuchung der Triangulationen¹⁾ ergab nun entgegen der Erwartung, daß jene Ablenkungen un-



Fig. 18.

Fig. 19. *Cornus sanguinea* auf *Cornus alba*. Schematische Darstellung des Faserverlaufs im sekundären Zuwachs einer Triangulation.

Fig. 20. Triangulation von *Cornus alba* auf *Cornus alba* in natürlicher Größe. Außenansicht.



Fig. 19.



Fig. 20.

verkennbar annähernd orthogonal zu den primären Schnittflächen auftraten.

Anfänglich schien dieses Verhalten (Fig. 19) die oben gemachte Erklärung als falsch hinzustellen. Indessen stellt dieser anatomische Befund eine Erweiterung der Erklärung dar. Wir hatten bei unserer Erwartung den Holzkörper des Reises als absolut starr angenommen. Wenn dies der Fall ist, dann muß auch notwendig die Folgerung richtig sein. In der Natur geben aber die untersten Zipfel des Reises resp. die obersten Zipfel der Unterlage dem Druck des Callus nach; so daß ein Spreizen der Zipfel eintritt. Die Abbildung, die in Fig. 20 dargestellt ist, ist deshalb besonders überzeugend und wertvoll, weil die Konturen nach der Natur getreu gezeichnet sind. Der Tatsache, daß die äußersten Zipfel nach außen gespreizt werden, entspricht denn auch der Faserverlauf im sekundären Zuwachs. Die Ablenkungen finden sich die ganze Grenzlinie entlang. Je mehr man die Grenzlinie von außen nach innen verfolgt, desto mehr nehmen auch die Ablenkungen ab, da das mechanische Moment, die Wucherungen des Callus zwischen die Schnittflächen, nach der Mitte zu weniger wirksam sein konnte. In der Mitte schließlich

1) Ich hatte mir zahlreiche Triangulationen von *Cornus*-*Prunus*- und *Quercus*-*Symbionten* hergestellt.

ist genau normaler Faserverlauf. Folgende beiden Tatsachen laufen also auch hier, bei der Triangulation, parallel: 1) Die Ablenkungen im Faserverlauf nehmen von außen nach innen immer mehr ab. In der Mitte ist gerader Faserverlauf. 2) Die mechanischen Momente waren außen am stärksten wirksam und konnten nach innen zu immer weniger ihre Wirksamkeit entfalten. Ganz innen sind sie nicht wirksam.

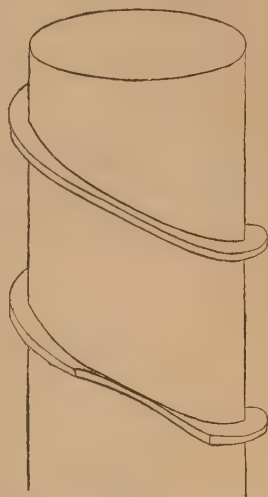
Es ist somit die Annahme, daß die Ablenkungen im Faserverlauf mechanischen Faktoren ihre Entstehung verdanken, als begründet anzusehen.

Geometrische Betrachtung der räumlichen Verhältnisse an der Grenzzone. — Bei der schrägen Kopulation stellen die primären Schnittflächen Ellipsen dar. Durch das sekundäre Dickenwachstum ist nun jeder Punkt auf der Peripherie der Ellipsen normal zur Hauptachse (die etwa durch das Mark der Symbionten dargestellt sein mag) nach außen gerückt worden. Was gibt das für ein räumliches Gebilde?

Man stelle sich einen halben Gewindegang einer flachgängigen Schraube (Fig. 21) vor und denke ihn sich mit seinem Spiegelbild zu einem einheitlichen Ganzen zusammengestellt. Man hat so ein anschauliches Bild von dem räumlichen Verlauf der sekundären Grenzzone. Der Achsenzylinder der Schraube stellt die primären Teile der Symbionten dar.

Ich habe mir während meinen Untersuchungen Modelle aus Plastilina hergestellt, woran die räumlichen Verhältnisse sofort einleuchteten.

Fig. 21. Darstellung einer flachgängigen Schraube. Der untere Gewindegang ist tangential angeschnitten. Er zeigt den Verlauf der Grenzzone im sekundären Zuwachs.



Schneidet man z. B. eine schräge Kopulation parallel der XZ-Ebene (siehe oben Fig. 6) median, so erhält man das in Fig. 22 dargestellte Bild. Der primäre Holzzyylinder ist durch Schraffierung angedeutet; zwischen den Symbionten findet sich die Schicht abgestorbener Calluszellen. Die Grenzlinie im sekundären Zuwachs ist in Form von zwei getrennten (punktierten) geraden Linien dargestellt.

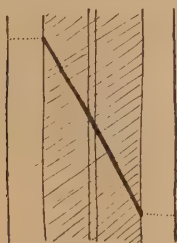


Fig. 22.

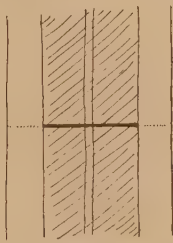


Fig. 23.



Fig. 24.

Schneidet man parallel der YZ-Ebene median, so erscheint die Grenzlinie wiederum in Form von zwei geraden Linien, die aber gleiche Richtung haben. In der Mitte liegen die primären Schnittflächen und das abgestorbene, gebräunte Callusparenchym (Fig. 23).

Schneidet man endlich parallel der XZ-Ebene und zwar so, daß man den primären Zentralzylinder nicht mehr trifft, so erhält man das Bild, welches in Figur 24 dargestellt ist. Es treten die fast orthogonal zur primären Schnittfläche verlaufenden Ablenkungen im Faserverlauf auf. Die Grenzlinie verläuft in Form einer schwach gekrümmten (in der Figur punktierten Linie. Wenn man von Serienschnitten die weiter nach außen liegenden betrachtet, so sieht man, daß die gewundene Grenzlinie fast einer Geraden gleichkommt. Orthogonal zu dieser verlaufen die Ablenkungen. —

Neben den oben beschriebenen Ablenkungen im Faserverlauf treten noch andere Anomalieen auf. Hier ist vor allem die im allgemeinen Teil erwähnte Knäuelbildung zu erwähnen. Wie diese auftritt, zeigen instruktiv die Figuren 25 a, b und c. Die Figur 25a stellt einen tangentialen Längsschnitt einer fünf Jahre alten schrägen Kopulation (parallel der XZ-Ebene) dar. Der Verlauf der Grenzlinie geht aus der Orientierungsfigur hervor. Der innerste Jahresring, der in Figur 25b stärker vergrößert dargestellt ist, hat eine eigentümliche Begrenzung. Unter normalen Umständen müßte diese in Form von zwei parallelen geraden Linien erscheinen. Daß dies hier nicht der Fall ist, liegt daran, daß ebenso wie sich die äußersten Elemente des Callus nach außen vorwölben (siehe z. B. Fig. 10), so auch die ganzen sekundären Elemente des ersten

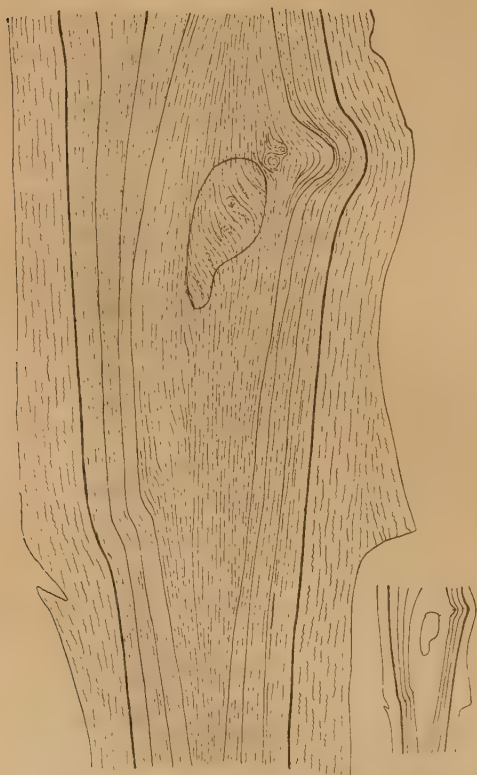


Fig. 25a.



25b.

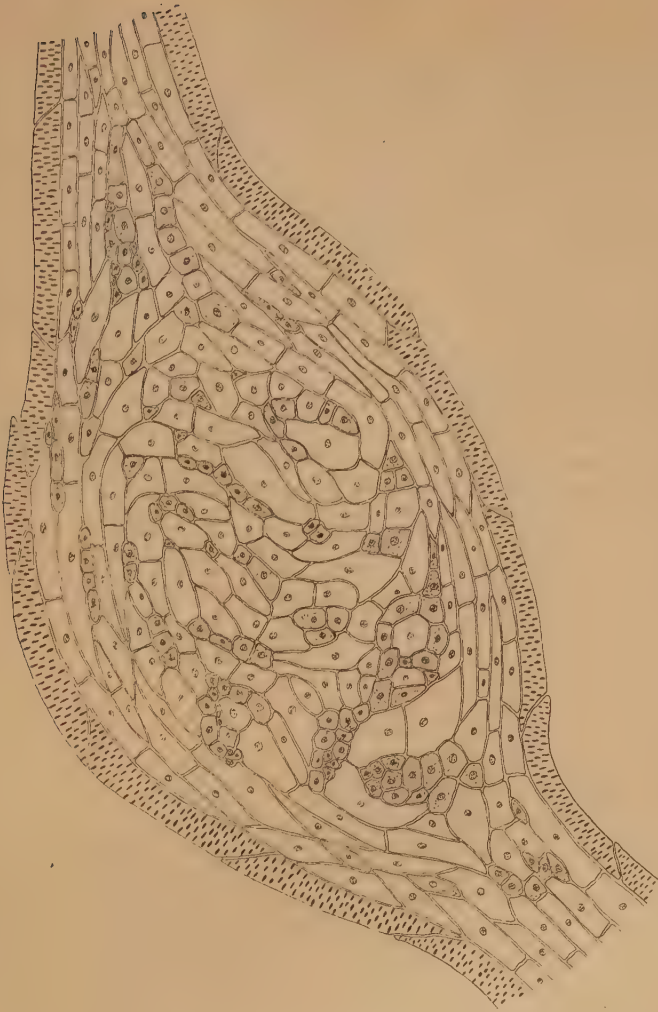


Fig. 25c.

Fig. 25. Tangentialer Längsschnitt durch den sekundären Zuwachs einer schrägen Kopulation von *Tilia euchlora* auf *Tilia platyphyllos*. Die Figg. a, b, c zeigen der Reihe nach stärkere Vergrößerungen ein und derselben Stelle.

Jahres an der Grenze etwas hervorstehen. So erscheint die Jahresringgrenze in Form einer geschlossenen Kurve. Im innersten Jahresring sieht man schematisch angedeutet Knäuelbildungen. Fig. 25c stellt einen Markstrahl aus dem innersten Jahresring anatomisch getreu dar. Man sieht hier deutlich die Erweiterung des Markstrahls. Ferner tritt innerhalb des Markstrahls eine Knäuelbildung unverkennbar zutage.

Neben der Knäuelbildung sind noch andere Anomalien anzuführen, insbesondere, daß keine echten Gefäße sondern nur Tracheiden angelegt werden¹⁾. Ferner ist ein auffälliger Mangel an Stereiden im Holz fest-

1) Diese Angabe gilt nur für den ersten im Sommer angelegten Zuwachs. Im Spätsommer können schon soweit normale Verhältnisse hergestellt sein, daß Tracheen angelegt werden.

zustellen. Die Erweiterung der Markstrahlen war schon erwähnt. Hierüber möchte ich indes noch einige Worte hinzufügen.

Auf den ersten Blick könnte es den Anschein haben, als ob die Zahl der leitenden Elemente wegen der Erweiterung der Markstrahlen beschränkt, die Wasserleitung infolgedessen beeinträchtigt sein müßte. Dies ist aber durchaus nicht der Fall, wie aus Fig. 26 hervorgeht. Die geraden Linien deuten leitende Elemente an. a sei die mittlere Breite der Markstrahlen im normalen Holz, b die mittlere Breite der Markstrahlen im sekundären Zuwachs an der Grenze. Man sieht deutlich, daß b entsprechend dem Winkel, unter dem die Symbionten kopuliert wurden, größer sein kann als a, ohne daß die leitenden Elemente abnehmen. Im sekundären Zuwachs werden dann die Markstrahlen in dem Maße schmaler, als die Ablenkungen im Faserverlauf allmählich abnehmen. Diese Ablenkungen hören noch nicht gleich im ersten Jahre auf, sondern die Neubildungen in den ersten Jahren nach der Operation lehnen sich an den früheren Faserverlauf an. Erst allmählich wird der normale Faserverlauf an der Grenze erreicht und ebenso nehmen erst allmählich die Markstrahlen wieder ihre normale Breite an. —



Fig. 26.

Die Verwachsungsvorgänge in der Rinde. — Die Anordnung der Elemente in der Rinde ist in Bezug auf das Alter gewissermaßen ein Spiegelbild des Holzkörpers, indem die Cambiumzone den Spiegel darstellt. Die primären Elemente der Rinde liegen ganz nach außen, die des Holzes ganz nach innen; die sekundären Elemente der Rinde am meisten nach innen, die des Holzes am meisten nach außen.

Im allgemeinen finden sich in der Rinde ganz ähnliche Verhältnisse wie im Holz. So treten deutlich jene Ablenkungen im Faserverlauf zu Tage, was ja von vornherein wegen der Lage des Cambiums zu erwarten war. Auch wurden häufig Knäuelbildungen beobachtet.

Die primären Elemente der Rinde können nun nach geraumer Zeit etwa durch äußere, mechanische oder Witterungseinflüsse abgestreift werden, so daß die Spuren der Operation von außen nicht mehr wahrzunehmen sind. Die Gärtner sagen dann: „Reis und Unterlage sind gut miteinander verwachsen.“ An den primären Elementen im Holz kann man immer die ehemalige Operation erkennen. Ich habe hier niemals den Fall beobachtet, daß Zellwände toter Zellen resorbiert werden oder dergleichen. Bei der Rinde dagegen sind nach einigen Jahren die Spuren der Operation sehr häufig nicht mehr sichtbar. Wenn jedoch die Rinde der Symbionten in der Farbe oder der Art der Peridermbildung verschieden ist, so sieht man, ähnlich wie dies oben beim Holzkörper besprochen wurde, ein allmähliches Ineinanderübergehen der Eigenschaften an der Grenze. —

Nachdem meine Untersuchungen über die schrägen Kopulationen bereits abgeschlossen waren, erschien eine Mitteilung von Schmitt-

henner¹⁾, welcher eine abnormale Verwachsung von Johannisbeere auf *Ribes aureum* beschrieb. Ich habe mir daraufhin hinreichendes Material dieser Symbionten aus der Späthschen Baumschule (Baumschulenweg) besorgt. Es fanden sich an diesen jedoch genau dieselben Verhältnisse und Eigentümlichkeiten, wie ich sie im vorangehenden mitgeteilt habe.

An den Präparaten dieser Objekte traten sogar jene typischen Charakteristika der schrägen Kopulation besonders instruktiv hervor. Ich möchte hier besonders eines bisher noch nicht besprochenen Punktes Erwähnung tun.

Es wird immer von den Gärtnern besonderer Wert darauf gelegt, daß beim Transplantieren genau Cambium auf Cambium trifft. Daß dies nicht absolut notwendig ist, zeigt Fig. 27a. Man kann sich auch leicht überlegen, daß die Cambien, die ja nur wenige Zelllagen stark sind, nur an wenigen Stellen genau aufeinander treffen. Es kommt bei der Differenzierung der gemeinsamen Cambiumzone im sekundären Zuwachs lediglich darauf an, daß die Callusmassen, die vom Cambium aus gebildet werden, aufeinander treffen, nicht die Cambiumzonen selbst. Dafür, daß die Calluswülste der beiden Symbionten aufeinander treffen, ist wiederum gesorgt, da diese, wie oben beschrieben, sehr reichlich ausgebildet werden. Die Fig. 27a zeigt von dem einen Symbionten noch die primären Elemente, während beim anderen schon die sekundären Neubildungen zu sehen sind. Die Querschnittsbilder, die an der Grenze der Symbionten bei a in Figur 27a auftreten, zeigen, daß eine Knickung im Faserverlauf vorhanden ist. Die genaue Erklärung der Figur geht aus folgendem hervor:

Schneidet man zwei Symbionten, deren Cambien beim Kopulieren nicht genau aufeinander getroffen sind, parallel der YZ-Ebene median, so erhält man das in Fig. 27b dargestellte Bild. Nachdem sich dann die Callusmassen vom Cambium aus gebildet haben und eine sekundäre leitende Verbindung zustande gekommen ist, entsteht das in Fig. 27c dargestellte Bild. Schneidet man in diesem Stadium der Verwachsung in der durch die Pfeile angegebenen punktierten Linie senkrecht zu der Zeichnungsebene von Fig. 27c, so erhält man das in Fig. 27a dargestellte Bild. Das Zustandekommen der Querschnittsbilder leuchtet an der Hilfsfigur (Fig. 27c Q) sofort ein. Trotzdem hier also die Cambien primär nicht aufeinander gelegen haben, ist doch sekundär die Differenzierung eines Cambiums durch den Calluswulst hindurch zustande gekommen, womit eine sichere Garantie einer erfolgreichen Verwachsung geleistet war. — Fig. 27d zeigt, daß die Verwachsungsvorgänge bei *Ribes aureum* den oben beschriebenen entsprechen. Es findet sich Knäuelbildung und die oben besprochene Ablenkung im Faserverlauf.

2. Die schräge Kopulation von krautigen Organen.

Wesentliche Unterschiede zwischen schrägen Kopulationen von holzigen und krautigen Organen sind nicht zu verzeichnen. Jedoch sind bei krautigen Organen einige Vorgänge modifiziert und deshalb der Erwähnung wert.

1) Schmitthenner, Ueber histologische Vorgänge bei Okulationen und Kopulationen. (Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXXIX. No. 1.)

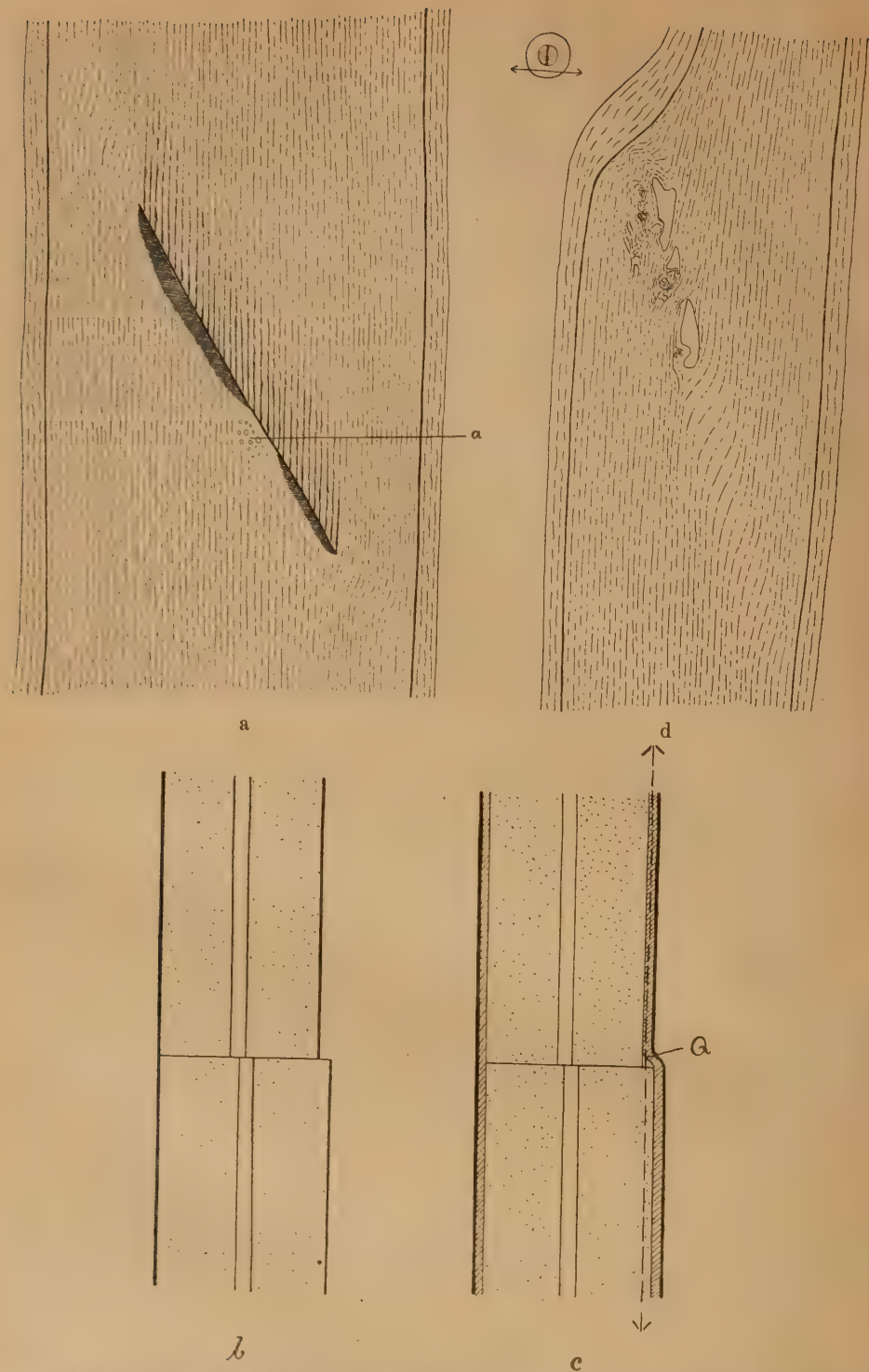


Fig. 27. *Ribes rubrum* auf *Ribes aureum*. Figg. 27b und c dienen als Orientierungsfiguren zu 27a. Die Figuren 27b und c stellen mediane Schnitte parallel der YZ-Ebene dar. Die Pfeilrichtung in Fig. 27c deutet die Schnittebene an, der Fig. 27a entnommen ist. Fig. 27d zeigt die Knäuelbildung und die Ablenkung im Faserverlauf an der Grenzzone.

Die Bedeutung des Callus für das Gedeihen des Reises. — Bei Kopulationen von holzigen Organen war die Verwachsung durch einen Callus auf die Dauer von verhältnismäßig geringer Bedeutung. Nach ca. 1 Monat war der Callus außer Tätigkeit gesetzt, da die sekundären vom Cambium aus gebildeten Elemente die Leitfunktion übernahmen.

Entsprechend dem geringen Dickenwachstum der meisten ein- oder zweijährigen Pflanzen übernimmt naturgemäß der Callus, der sich auch hier vom Cambium aus bildet, hauptsächlich die Leitfunktion. Dementsprechend treten hier, wie im allgemeinen Teil erwähnt, die Parenchymzellen mit verdickten Wänden so häufig auf, daß man ganze Züge dieser Zellen vorfindet. Besonders instruktiv waren derartige Verhältnisse bei senkrechten Kopulationen krautiger Organe. Ich verweise daher hier auf die dort angegebenen Ergebnisse und Figuren. Als Objekte dienten hauptsächlich verschiedene *Brassica*-Species und verschiedene *Solanum*-Species.

Der Callus ist imstande, lange Zeit hierdurch die Versorgung des Reises mit Wasser zu übernehmen. Erst ziemlich spät beginnt die Cambiumtätigkeit an der Grenzzone. In den meisten Fällen behält hier der Callus seine Leitfunktion bei trotz der peripherischen Leitelemente. So viel ist wenigstens festzustellen, daß die Calluszellen nie absterben und ihre Wände bräunen, sondern ihren Habitus bewahren.

Wenn man sehr junge Organe kopuliert, so gewinnt natürlich auch der sekundäre Dickenzuwachs eine größere Bedeutung für die Ernährung des Reises.

Die Ablenkungen im Faserverlauf an der Grenzlinie. — Schneidet man eine schräge Kopulation von krautigen Organen durch den sekundären Zuwachs (parallel der XZ-Ebene), so erkennt man die zur primären Schnittfläche annähernd orthogonal verlaufenden Ablenkungen im Faserverlauf genau wie bei holzigen Organen. Eine Modifikation besteht in dem Zustandekommen dieser Ablenkungen. Die Callusschicht dringt nicht so vollkommen zwischen die primären Schnittflächen wie bei Hölzern hinein. Wenn bei Hölzern der Parenchymwulst sich anschießt, zwischen die Schnittflächen zu wuchern, so werden diese ganz und gar voneinander entfernt. Dies findet bei krautigen Organen nicht statt. Das Gewebe, das zunächst dem Druck des Parenchymwulstes ausgesetzt ist, gibt wegen seiner Zartheit nach. Also nur partiell, an den äußeren Rändern der Schnittflächen, werden die Symbionten voneinander entfernt.

Ogleich also nicht die ganzen Schnittflächen voneinander entfernt werden, wird doch das Zustandekommen der Ablenkungen durch partielles Hineinwuchern des Callus zwischen die Schnittflächen erklärt.

Nachdem einmal der Modus der Verwachsung und die Gründe zu seinem Zustandekommen bei schrägen Kopulationen exakt studiert waren, war es leicht, den Modus der Verwachsung bei seitlichen Kopulationen zu verstehen, oft sogar vorauszusagen, wenngleich sich auch hier vieles Neue bot.

3. Die seitliche Kopulation von holzigen und krautigen Organen.

Ich gehe wiederum von einem medianen Schnitt parallel der XZ-Ebene (siehe Fig. 6) aus. Als Objekt dienten hier hauptsächlich ver-

schiedene *Abutilon*-Species. Was hier zunächst ins Auge fällt, sind die infolge der Bräunung sehr deutlich hervortretenden primären Bestandteile des Reises. Alle nicht mehr teilungsfähigen Elemente sind stark gebräunt. Diese Bräunung erstreckt sich noch ein gutes Stück in dem primären Holzkörper aufwärts. Dagegen haben die teilungsfähigen Elemente, das Cambium und bei diesem Objekt ausnahmsweise auch das periphere Mark ein starkes Wundgewebe gebildet. Die Bildung des Wundgewebes vom Mark aus ging mit ziemlicher Gewalt vor sich, so daß öfter der Holzkörper des Reises — die Operation war an jugendlichen Organen vorgenommen — nach unten hin trichterförmig erweitert wurde.

Zwischen die vertikalen Schnittflächen wuchert, wie von den schrägen Kopulationen her zu erwarten war, ein Calluswulst nach innen vor. Sekundär differenziert sich im Callus ein Cambium. Die beiden Cambien des Reises und der Unterlage sind in Fig. 28a, b an einer Stelle nicht zusammengetroffen. Daher erklären sich die bei A entstehenden Querschnittsbilder. Sobald die Cambien aufeinander getroffen sind, wird im ersten Jahr ein pathologischer, in den nächsten Jahren ein normaler Holzkörper ausgebildet. Diese Verhältnisse werden auch klar an dem Querschnitt, den Fig. 28a darstellt.

Von eigentümlichem Interesse ist das pathologische sekundäre Verbindungsgewebe (Fig. 29). (Nebenher sei auf die Erweiterung der Markstrahlen an der Grenzlinie aufmerksam gemacht.) Oft wird dieses in nor-

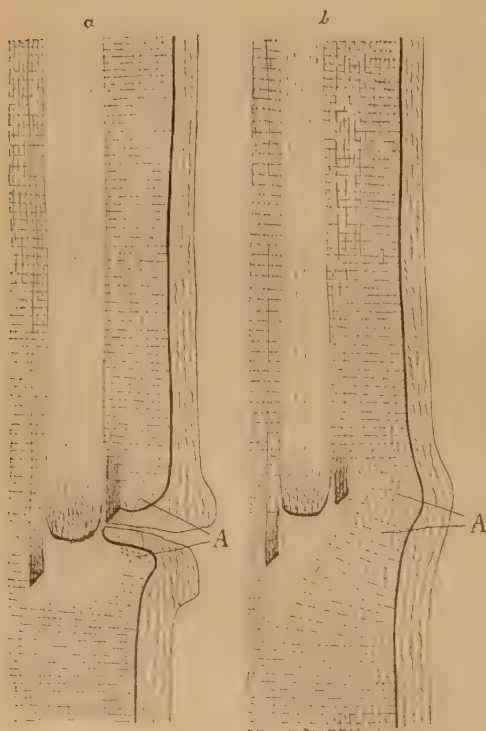


Fig. 28a und b.



Fig. 28c.

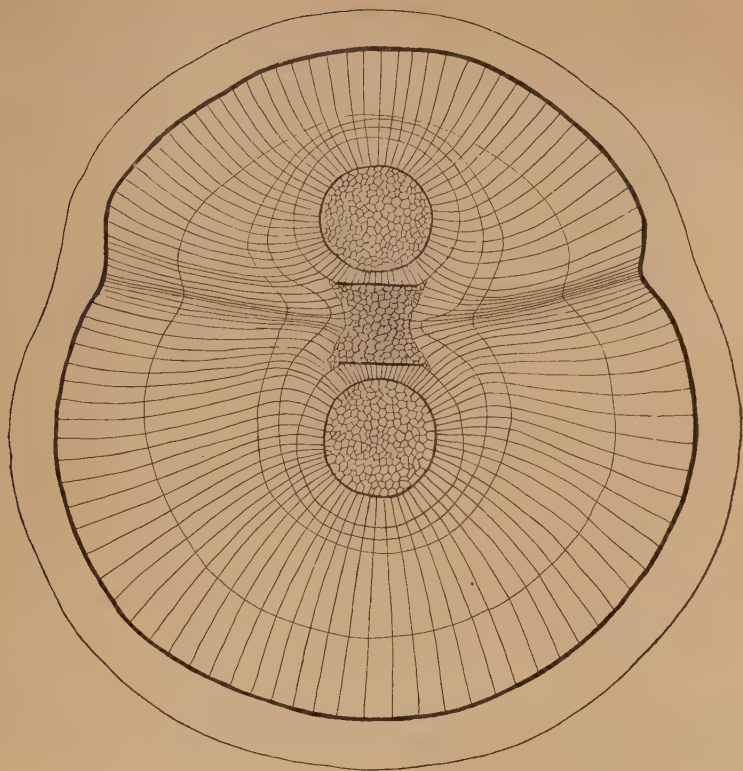


Fig. 28d.

Fig. 28. *Abutilon Thompsoni* auf *Abutilon Souvenir de Bonne*. Das normale Holz der Unterlage ist fortgelassen. Bei A Querschnittbilder. Fig. 28a, b stellt einen medianen Längsschnitt, Fig. 28c einen Längsschnitt durch den sekundären Zuwachs, Fig. 28d einen Querschnitt dar.

malen Weise ausgebildet. In manchen Fällen aber kommen ganz auffallende Knäuelbildungen zustande (Fig. 30). Nicht bloß innerhalb der Markstrahlen zeigt sich die Knäuelbildung, sondern die ganzen tracheidalen und die anderen Neubildungen ergießen sich wie eine Wellenbewegung die Grenzzone entlang. Diese Unregelmäßigkeiten finden sich nur im Zuwachs des ersten Jahres. Vom Zuwachs des zweiten Jahres an unterbleiben diese Bildungen, wie ich an Serienschritten, die ich mir mit dem Rasiermesser von jeder einzelnen Transplantation angefertigt habe, unzweifelhaft habe feststellen können. Diese übermäßige Knäuelbildung ist nun nicht etwa eine Eigentümlichkeit einer einzelnen von mir zufällig untersuchten Pflanzenart. Vielmehr sah ich bei *Abutilon*-Kopulationen von den verschiedensten Species einzelne Fälle mit diesen Knäuelbildungen, während bei anderen so gut wie nichts davon zu sehen war.

An der Grenzzone ist auch hier im Faserverlauf eine sanfte Biegung der sekundären Elemente des ersten Jahres von der Unterlage nach dem Reis hin festzustellen. —

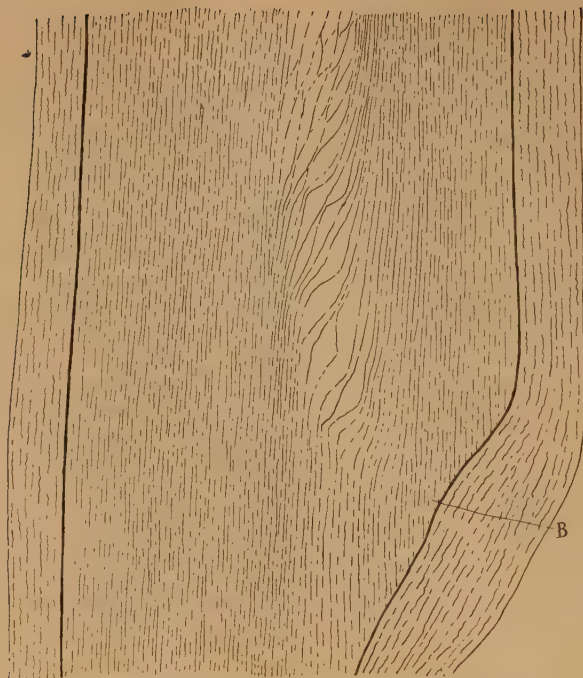


Fig. 29. *Abutilon Thompsoni* auf *Abutilon Souvenir de Bonne*. Das Reis ist etwas stärker in die Dicke gewachsen als die Unterlage; daher bei B der scheinbare Uebergang der Holzelemente in die Rinde. An der Grenzzone ist die Erweiterung der Markstrahlen bemerkenswert.

4. Die Ablaktierung.

Ein Unterschied zwischen seitlichen Kopulationen und Ablaktierungen in anatomischer Hinsicht ist nicht zu erwähnen. Eine kleine Modifikation ist insofern vorhanden, als entsprechend der Tatsache, daß ein Symbiont noch lange seine eigenen Wurzeln behält, die Verwachsung durch Callus und sekundären Zuwachs nur langsam erfolgt. Nachdem dann ein Symbiont seiner Wurzeln beraubt war, zeigte sich eigentlich kein Unterschied mehr im Vergleich mit den seitlichen Kopulationen. Anatomisch und physiologisch gilt das für die seitliche Kopulation Gesagte.

5. Die Okulation.

Ein prinzipieller Unterschied im Modus der Verwachsung bei Kopulationen einerseits und Okulationen andererseits ist nicht festzustellen. Indessen bieten auch die Okulationen vieles Interessante.

Die ersten Neubildungen der Symbionten. — Okuliert wird im allgemeinen zu einer Jahreszeit, wo die Cambiumtätigkeit in vollem Gange ist. Es beginnt daher ganz kurze Zeit nach der Operation die Bildung jenes pathologischen Parenchyms, das bei Kopulationen erst nach ca. 10 Tagen sich zu entwickeln begann.

Woraus resultiert dieser Callus, der sich zwischen dem Rindenschildchen und dem Holzkörper der Unterlage vorfindet? Stellt er Elemente des Rindenschildchens oder der Unterlage dar? Die Beantwortung

dieser Frage war mit der Beantwortung der weiteren Frage verknüpft: Wo zerreißt ein Stammorgan, wenn die Rinde vom Holzkörper abgelöst wird?

Die Beantwortung dieser Frage ist von großer Wichtigkeit. Bleibt nämlich beim Ablösen der Rinde das Cambium auf der Unterlage, so

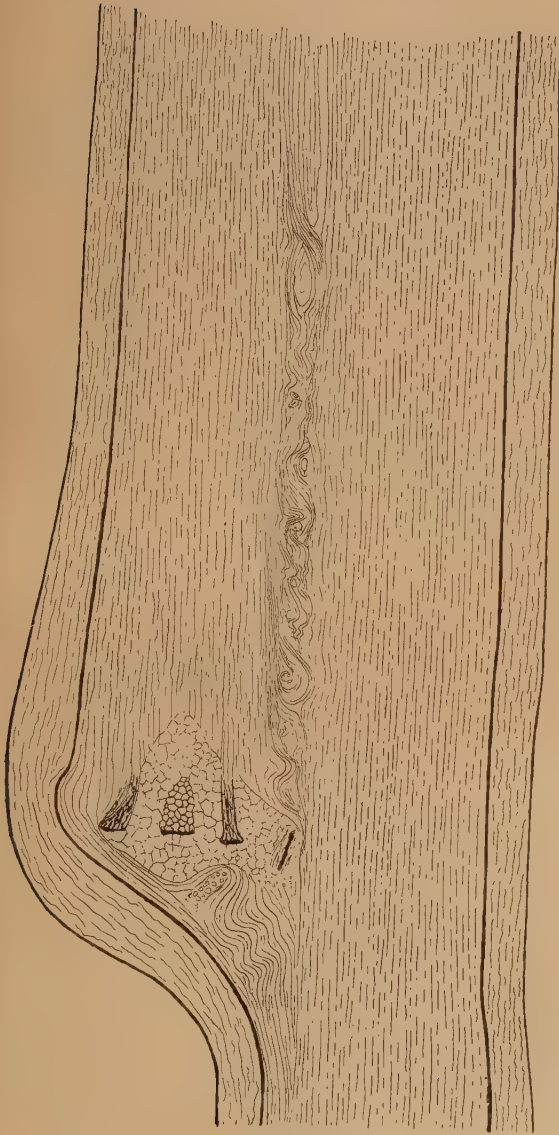
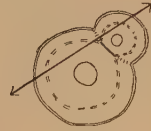


Fig. 30a.

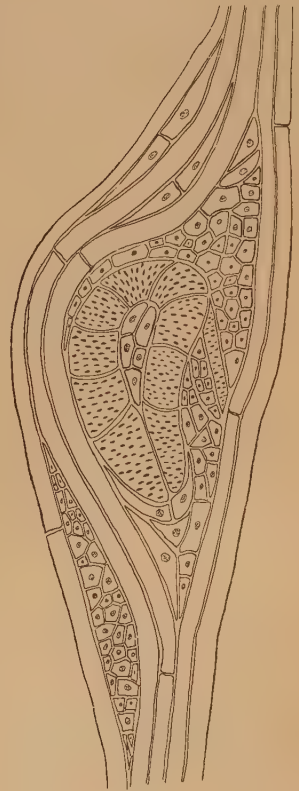


Fig. 30b.

Fig. 30. *Abutilon Thompsoni* auf *Abutilon Souvenir de Bonne*. 30b: Detail aus den Knäuelbildungen.

ist doch leicht der Fall denkbar, daß sich in dem Callus der Unterlage ein tätiges Cambium differenziert, ähnlich wie sich in dem Callus der Kopulationen ein tätiges Cambium ausbildet. Die Rindenelemente dieses Cambiums würden dann das Schildchen abstoßen können und eine Verwachsung würde so unmöglich sein. Bleibt ferner beim Ablösen der Rinde ein Teil des Cambiums am Holzkörper, ein Teil an der Rinde, so wäre dieselbe Gefahr beim Verwachsen vorhanden, wie in dem vorher erwähnten Falle. Es scheint also, daß die Callusbildung nur vom Rindenschildchen aus erfolgen darf.

Sorauer gibt über diese Frage an, eine Gesetzmäßigkeit im Abreißen der Rinde lasse sich nicht feststellen. Nach Schmitthenner¹⁾ zerreißt der Stamm im jüngsten Splint.

Ich habe nun eine große Anzahl von Pflanzen aus den verschiedensten Familien auf diese Frage hin untersucht. Es ergab sich, daß das Cambium vollständig auf der Rinde verbleibt. In ganz vereinzelt Fällen bemerkte ich, daß wenige Cambiumzellen am jüngsten Holzkörper hängen geblieben waren. Jedoch habe ich dies so selten beobachtet, daß ich diesem Befunde keine Bedeutung beilege.

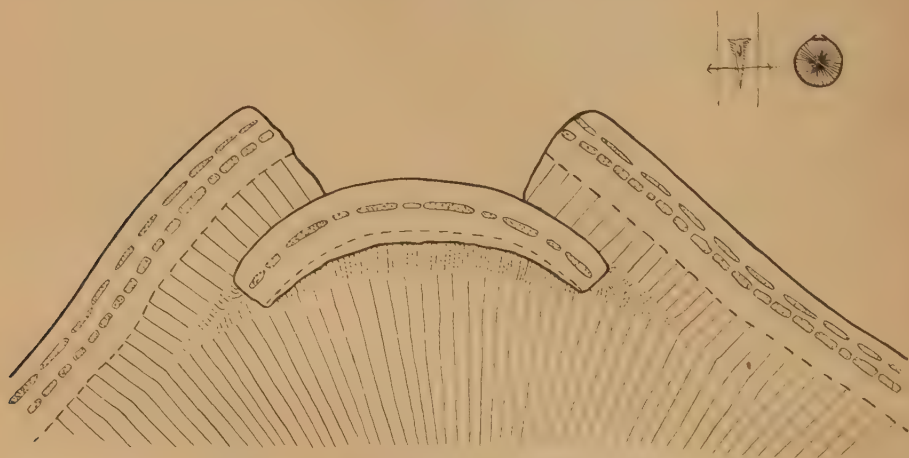


Fig. 31. Querschnitt einer ca. 1 Woche alten Okulation. Die Cambien sind durch unterbrochene Linien angedeutet.

Es scheint sich also die Vermutung zu bestätigen, daß das Wundgewebe ausschließlich vom Reis ausgebildet wird, da dies allein noch Cambiumelemente besitzt. Dies ist aber nicht der Fall. Ich kann die Angabe Schmitthenners bestätigen, daß das Wundparenchym in hohem Maße dem jüngsten Splint der Unterlage entstammt. Rindenschildchen und Unterlage beteiligen sich annähernd gleichmäßig an der Callusbildung. Auch hier sind die Grenzzellen häufig gebräunt. Diese Verhältnisse veranschaulicht Fig. 31. Die Callusbildung von dem Rindenschildchen aus geht nach meinen Beobachtungen in der Weise vor sich, daß stets eine Cambiumzone erhalten bleibt. Das Cambium löst sich nicht etwa gewissermaßen in ein Wundgewebe auf. Vielmehr sah ich, daß in allen Verwachsungsstadien die Cambiumzone des Rindenschildchens er-

1) l. c.

halten blieb. Das ganze Rindenschildchen wächst also auch später mit seinem eigenen Cambium in die Dicke. Die Vereinigung der Cambien von Reis und Unterlage findet an den äußeren Konturen des Rindenschildchens statt.

Anatomisch bietet der Callus das Bild eines mit Tüpfeln und reichlichem Stärkeinhalt versehenen Parenchyms, welches mit dem Markstrahlparenchym einige Aehnlichkeit hat. Fig. 32b zeigt das Gewebe, durch welches die Lücke L, die in der äußersten Ecke des Rindenlappens entsteht, ausgefüllt wird. In diesem Parenchym habe ich nie, wie oben schon erwähnt, Zellen mit verdickten Wänden angetroffen.

Eine besondere Beachtung verdient der Modus der Verwachsung, durch welchen die Rinne im Rindenschildchen, die durch Herausreißen des Gefäßbündels entsteht, durch Wundgewebe ausgefüllt wird. Es findet sich in einzelnen Lehrbüchern die Angabe, das Herausreißen des Gefäßbündels des Auges sei gleichbedeutend mit dem Mißlingen der Operation. Ich habe daraufhin mit besonderer Sorgfalt das Gefäßbündel so weit wie möglich herausgerissen. Die hierdurch entstandene Rinne wurde einfach vom Callus der Unterlage und des Reises ausgefüllt, so daß schließlich von ihrem ehemaligen Vorhandensein nichts mehr zu bemerken war (Fig. 32a; siehe auch Fig. 1).

In Gegensatz zu Kopulationen sterben die Zellen des Callus der Okulationen nicht allgemein ab. Ich habe mehrere ca. 4 Jahre alte Okulationen gesehen, die einen vollkommenen Uebergang vom Holzkörper der Unterlage zu dem des Reises durch ein ca. 3 Zelllagen starkes lebendes Parenchym hindurch zeigten. Dieses Verhalten zeigte sich freilich dann nicht auf der ganzen Verwachsungsfläche. An einzelnen

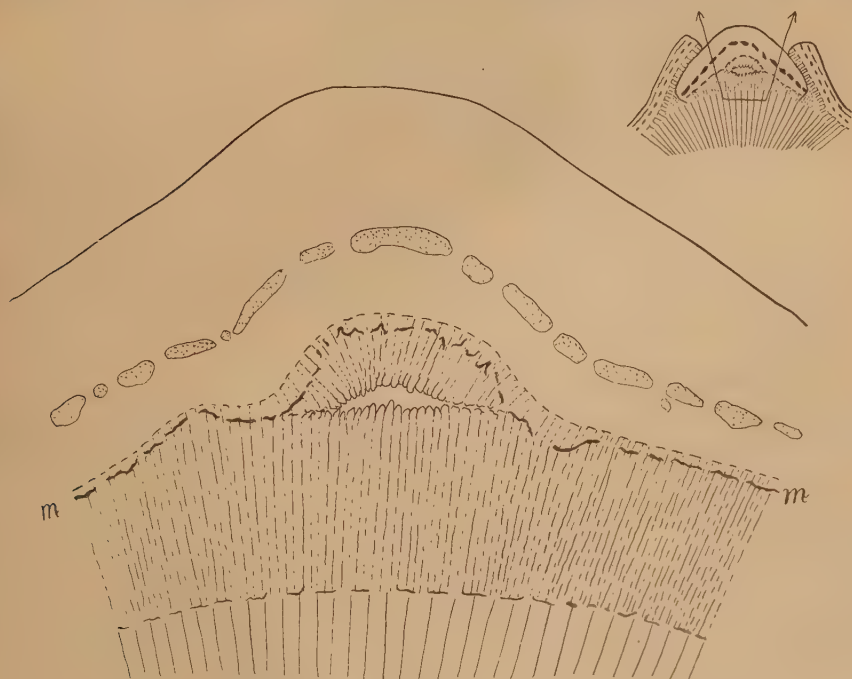


Fig. 32a.



Fig. 32b.

Fig. 32. *Acer negundo* auf *Acer platanoides*. Die Nebenfiguren dienen zur Orientierung. In Fig. 32a deuten die schwarzen Striche abgestorbene, gebräunte Zellen an: m--m. An diesen läßt sich die ungefähre Grenze zwischen den Symbionten erkennen.

wenigen Stellen sah ich kleine Komplexe von abgestorbenen und gebräunten Zellen. Bei einigen älteren Okulationen war der ganze Callus abgestorben, wie ich an der Bräunung der Zellwände erkennen konnte. —

Die ersten sekundären Neubildungen finden auf den Rindenlappen der Unterlage statt. Das hier verbliebene Cambium hat regelrechte Holzelemente nach innen angelegt zu einer Zeit, wo das Cambium des Rindenschildchens noch Calluselemente produziert (siehe z. B. Fig. 31).

Eine 3 bis 4 Wochen alte Okulation zeigt im Querschnitt das Bild, welches Fig. 33 darstellt. An der Grenze der Symbionten nehmen die Markstrahlen einen büschelförmigen Verlauf an. Das Zustandekommen dieser büschelförmigen Anordnung der Markstrahlen (zu beiden Seiten des Reises) wird aus den einzelnen Entwicklungsstadien (siehe Fig. 34)

der Verwachsung klar. Anfangs liegen die Symbionten einfach aneinander. Das Cambium ist durch eine durchbrochene Linie angedeutet. Dann beginnt die Bildung des Callus. In einem weiteren Stadium be-

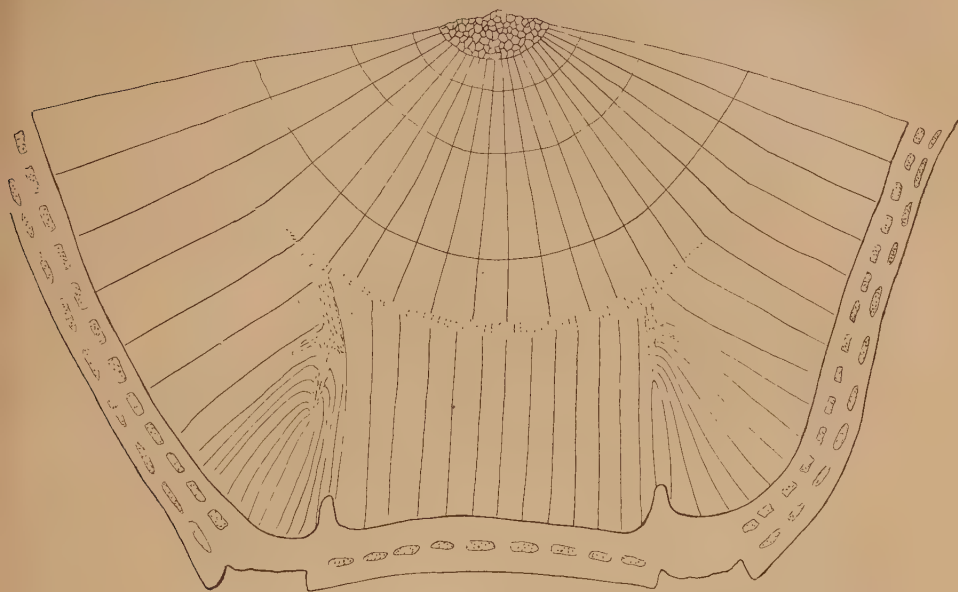


Fig. 33. Querschnitt durch eine ca. 3 Wochen alte Okulation von *Acer platanoides* auf *Acer negundo*.

ginnt die Holzbildung auf dem Rindenlappen, und zwar nach zwei Seiten hin 1) in der normalen Richtung, 2) auf der durch den T-Schnitt entstandenen Fläche (Buchstabe R). Die Differenzierung der neuen Holzteile geht dann immer weiter. Inzwischen beginnt auch das Rindenschildchen, einen Holzkörper auszubilden. Hierdurch beschreiben die Rindenlappen der Unterlage passiv auf dem Rindenschildchen eine Be-

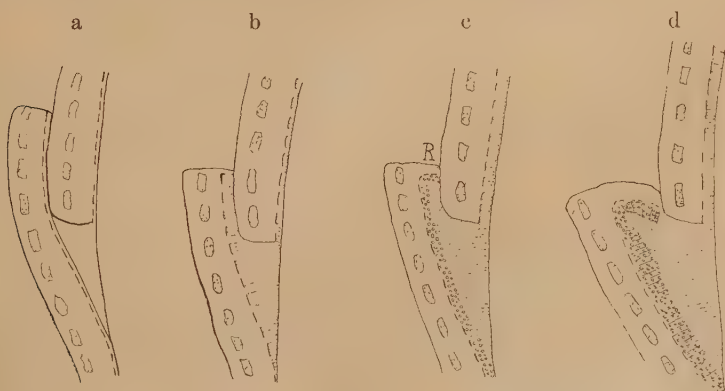


Fig. 34a—d.

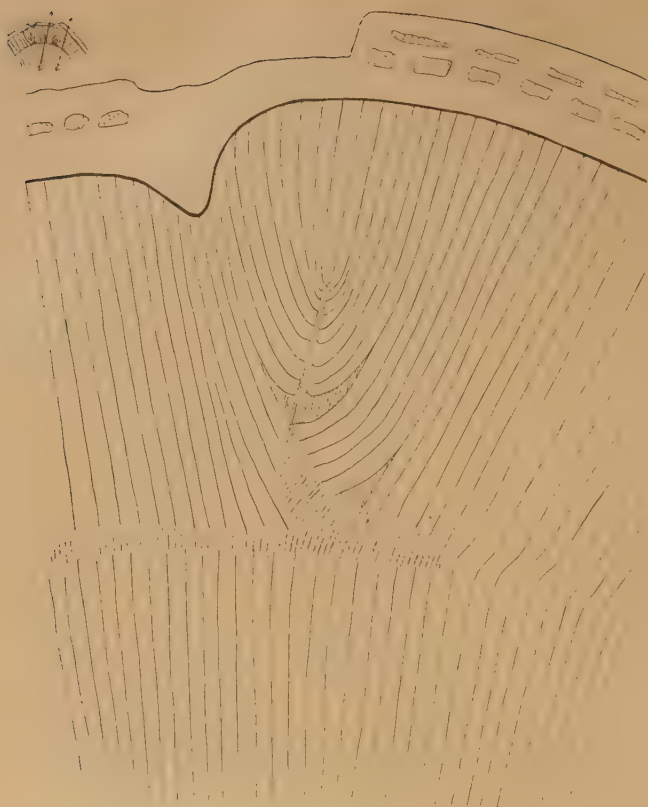


Fig. 34e.

Fig. 34. Zustandekommen der büschelförmigen Anordnung, die an der Grenze zwischen Reis und Unterlage zu beobachten ist.

wegung in der Richtung, die durch die Pfeile (Fig. 35) angedeutet ist. Die inneren Teile der Rindenlappen besitzen schon einen recht beträchtlichen Holzkörper zu einer Zeit, wo das Rindenschildchen mit seinem hauptsächlichsten Wachstum einsetzt. Beginnt nun das Dickenwachstum des Schildchens, so muß der Holzkörper der Rindenlappen zerrissen werden, da er nicht nachgeben kann. Der so entstandene Riß wird von Wundparenchym (in Fig. 34e gestrichelt) ausgefüllt. Dieses

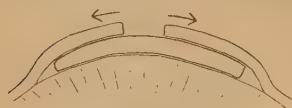


Fig. 35.

Spiel kann sich dann noch einmal wiederholen. Der entstehende Riß wird wiederum von Parenchym ausgefüllt.

So ist also jene büschelförmige Anordnung der Markstrahlen, die meines Wissens in der Literatur noch nicht erwähnt ist, in ihren Einzelheiten genetisch erklärt. Die erwähnten Risse sind durch Druckwirkungen, die durch das Wachstum des Rindenschildchens bedingt waren, entstanden.

Oggleich diese büschelförmige Anordnung der Markstrahlen bei sehr vielen Okulationen auftritt, so ist doch klar, daß sie nicht notwendig vorhanden sein muß. Wenn nämlich in Fig. 34c das Cambium des Rinden-

lappens nicht nach der Richtung *R* hin einen Holzkörper ausbildet, so unterbleibt diese Bildung. Ein solches Querschnittsbild ist in Fig. 36 dargestellt.

Im sekundären Zuwachs kommen alsdann auf Längsschnitten alle jene Anomalieen wie im sekundären Zuwachs der schrägen Kopulationen vor: Erweiterung der Markstrahlen, Knäuelbildung der Elemente, verminderte Zahl der Libriformfasern u. s. w.

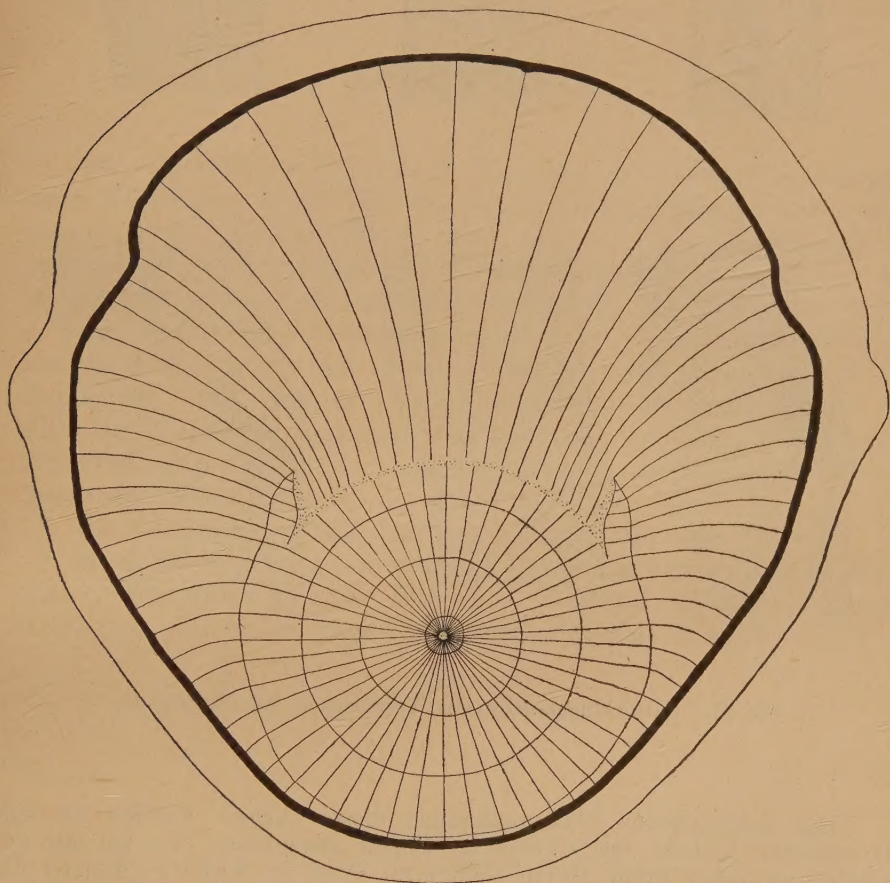


Fig. 36. Querschnitt einer Okulation von *Pirus communis* auf *Cydonia vulgaris*.

Im späten sekundären Zuwachs werden dann normale Elemente vom Cambium an der Grenze ausgebildet.

In der Praxis der Gärtner wird die Unterlage direkt über dem Rindenschildchen schräg abgeschnitten. Diese Wunde wird zum Teil vom Reis, zum größten Teil von der Unterlage überwält. So kommt es, daß man nach vielen Jahren von der ehemaligen Operation so gut wie nichts mehr wahrnehmen kann. Dies wird durch die Abbildungen, die teils körperliche Bilder, teils Schnitte darstellen, veranschaulicht (Fig. 37).

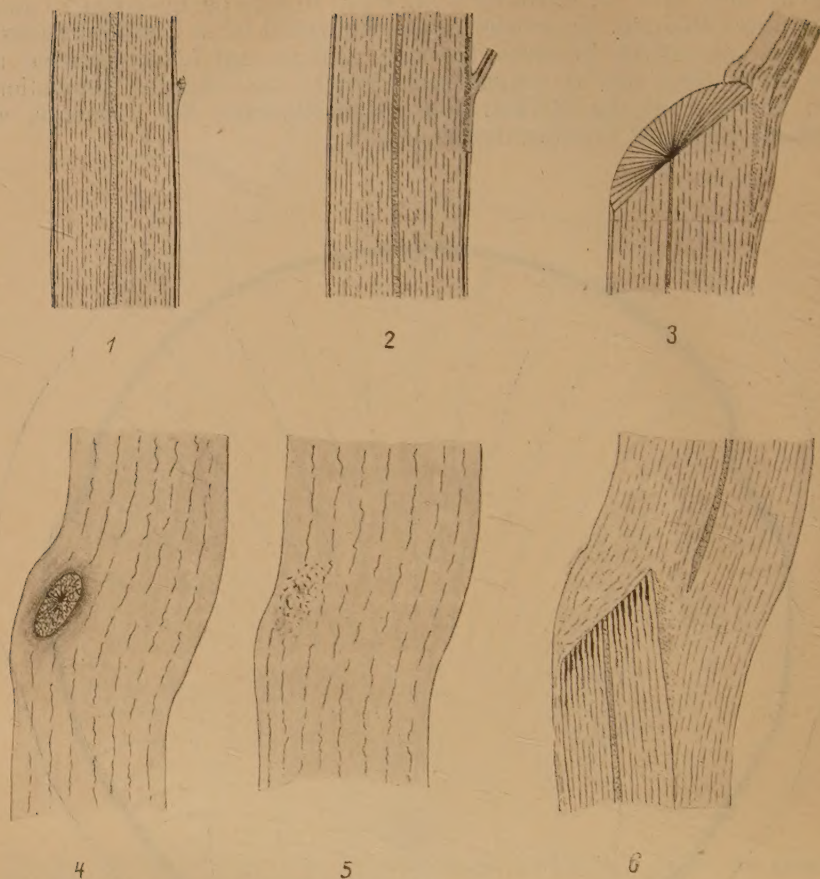


Fig. 37. Entwicklungsstadien der Verwachsung bei Okulationen.

Die anatomischen Untersuchungen dieser Arbeit wurden im kgl. botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. Schwendener für das meiner Arbeit zugewandte Interesse meinen ergebenen Dank auszusprechen. Herrn Privatdozenten Dr. E. Baur, auf dessen Anregung ich die Arbeit unternahm, fühle ich mich noch zu besonderem Danke verpflichtet, einerseits wegen der weitgehenden Unterstützung, die er mir beim Aneignen der rein technischen Fertigkeiten des Transplantierens und in wissenschaftlicher Beziehung gewährte, anderseits dafür, daß er mir seinen Privatversuchsgarten zu Friedrichshagen in liebenswürdigster Weise für meine Versuche zur Verfügung stellte.

Lebenslauf.

Ich, Gottfried Friedrich Carl Martin Ohmann, evangelischer Konfession, wurde als Sohn des Gymnasialprofessors Otto Ohmann am 19. Oktober 1885 zu Berlin geboren. Vom Oktober 1891 an besuchte ich die Vorschule des Humboldt-Gymnasiums zu Berlin. Zu Ostern 1905 erlangte ich auf diesem Gymnasium das Zeugnis der Reife.

Von Ostern 1905 an widmete ich mich an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin dem Studium der Naturwissenschaften und der Mathematik. Seit meinem ersten Semester bin ich im botanischen Institut der Universität praktisch tätig gewesen. Am Ende des Sommer-Semesters 1906 begann ich meine Dissertation. Zu Beginn des Winter-Semesters 1907/08 hatte ich die Arbeit fertig gestellt.

Die Promotionsprüfung fand am 5. März 1908 statt.

Meine hochverehrten Lehrer an der Universität waren: Ascherson, Baur, Brauer, Drude, Nernst, Paulsen, Planck, Riehl, Schulze, Schwarz, Schwendener, Stumpf, Volkens.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3374